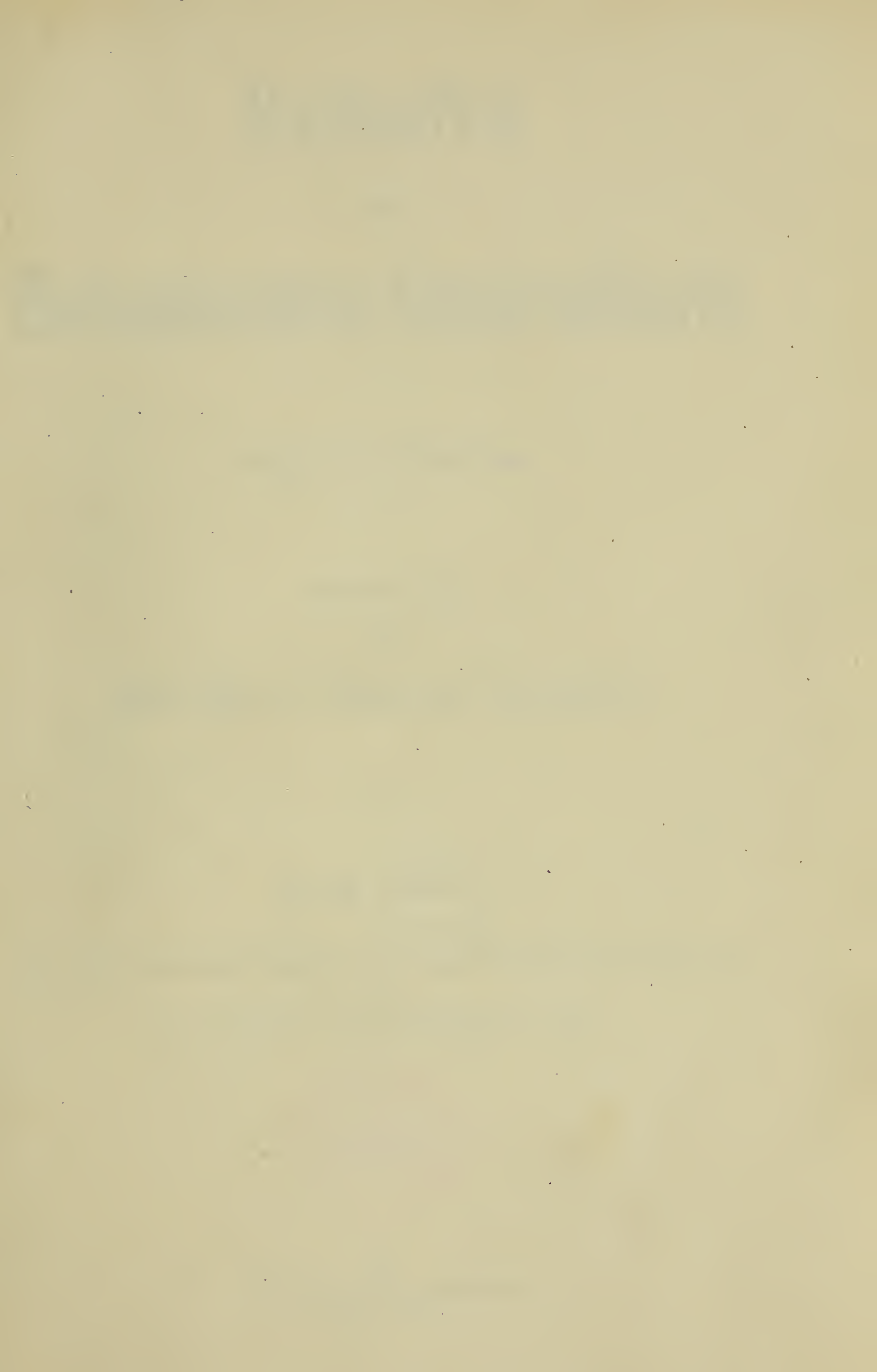
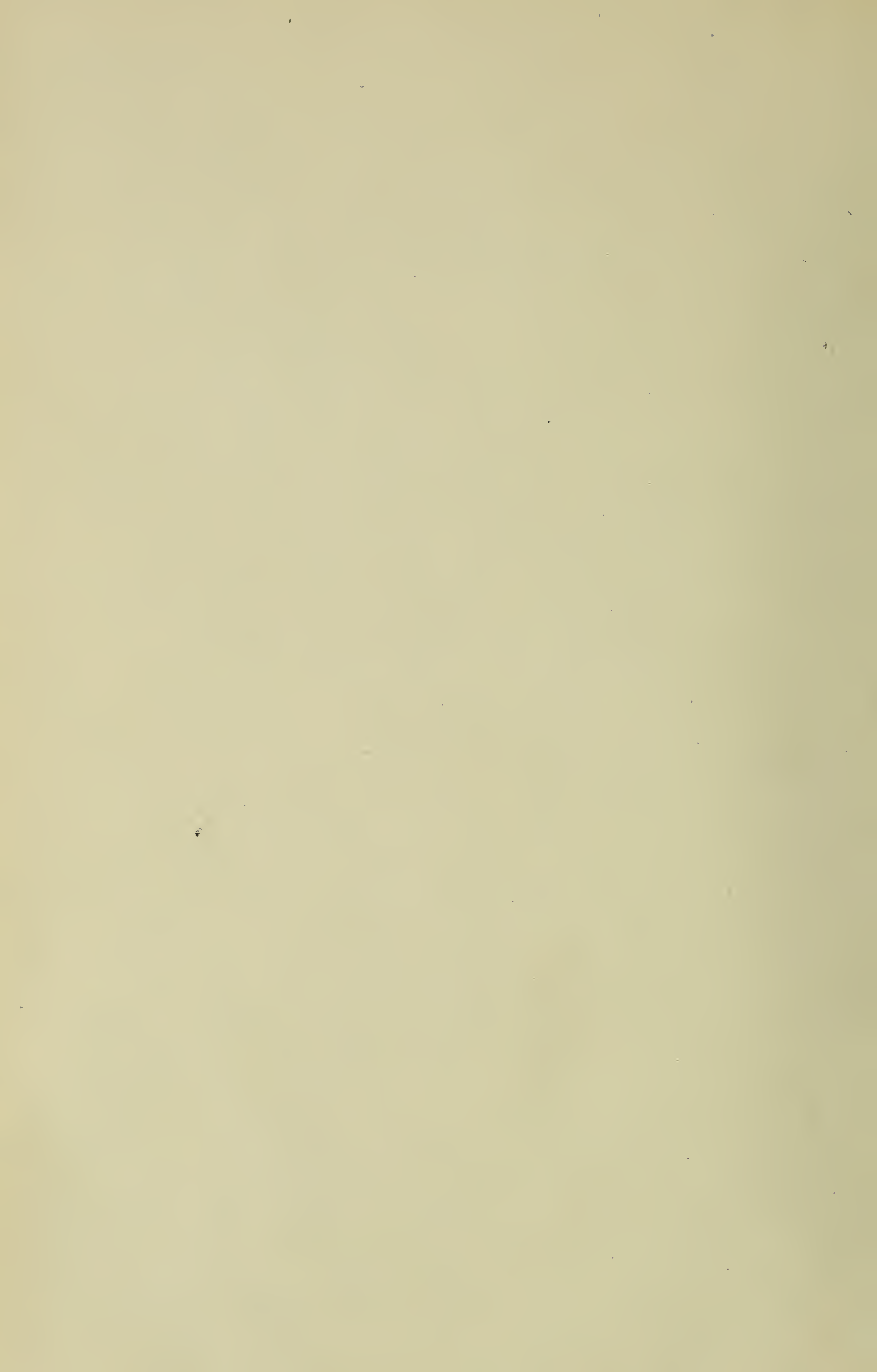






Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

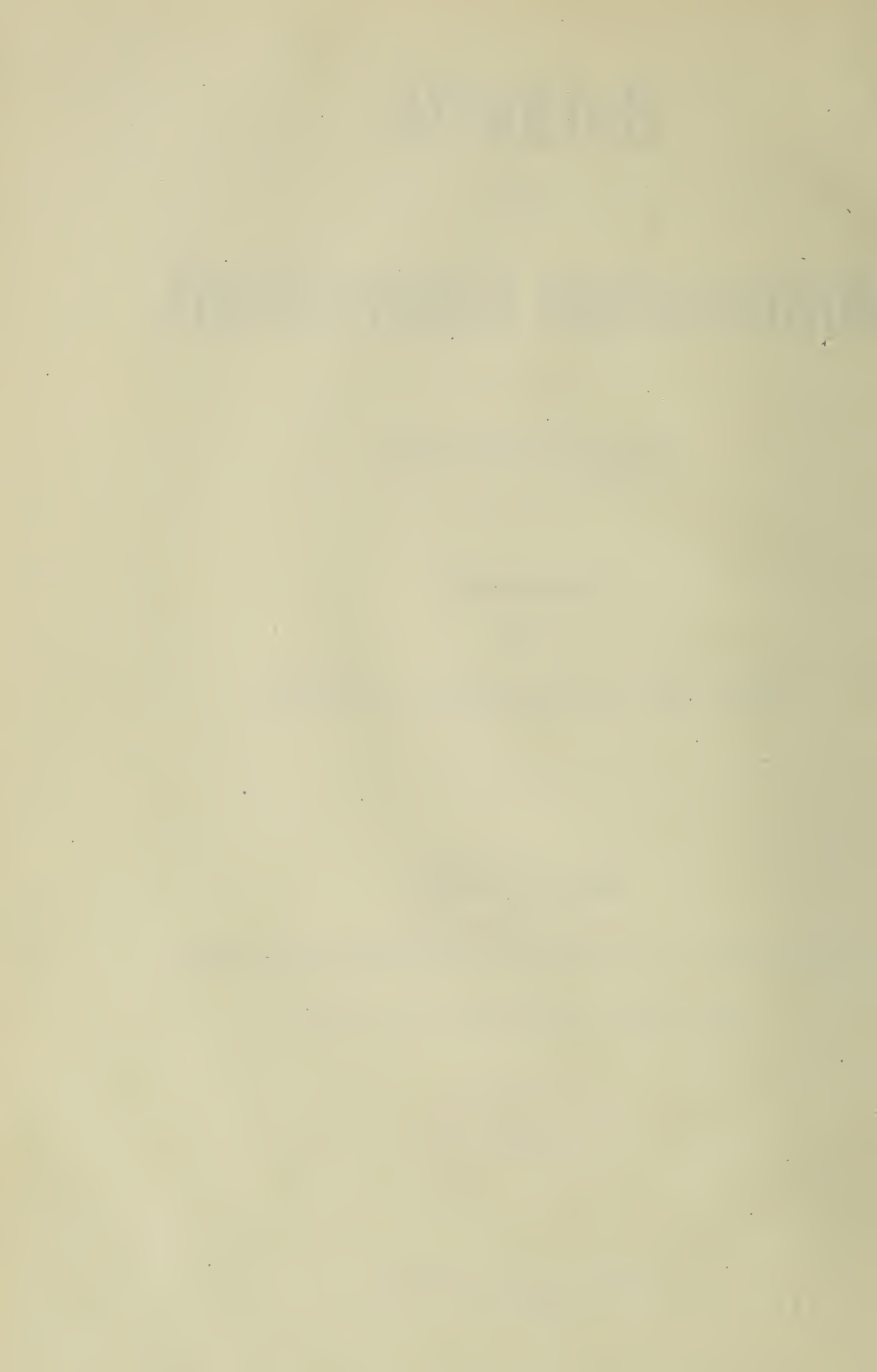
Mit 13 Tafeln und 30 Abbildungen im Text.



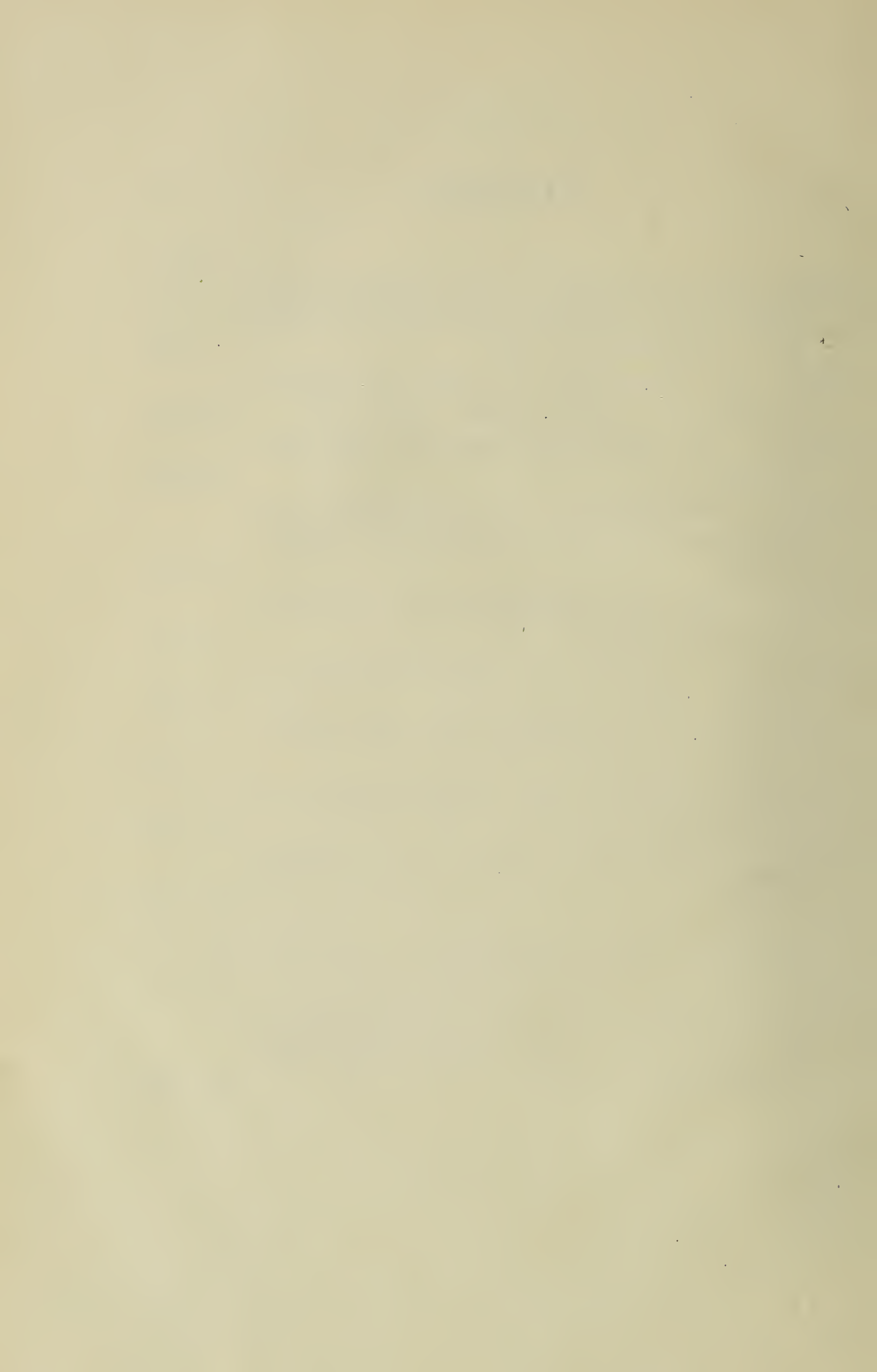
1911

Verlag von C. Heinrich

Dresden-N.



Inhalt.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1911

Verlag von C. Heinrich

Dresden-N.

Ausgegeben am 10. März 1911.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

The Development of the Gametophytes and Embryogeny in Cunninghamia sinensis[1].

By

Kiichi Miyake.

With Plates I—V and 2 Figures in the Text.

Recent embryological studies of Arnoldi, Coker and Lawson have shown quite conclusively that the family *Taxodieae* is not at all a natural group, and that the present classification of the *Coniferae*, so far as this group is concerned, should be entirely rearranged. Arnoldi (1900) has already suggested that, of the genera of this family, *Taxodium*, *Cryptomeria* and perhaps also *Cunninghamia*[2], should be united with the *Cupressineae* and that *Sequoia* and *Sciadopitys* should each constitute a family by itself. This suggestion, being followed by Coker (1903) and Lawson (1904), seems to be well founded. But before making any definite new arrangement of the group, it is very desirable that the life-history of all the genera should be thoroughly worked out.

Of eight genera[3] belonging to the *Taxodieae*, we have only the fairly complete embryological records of three, namely those of *Sequoia* (Shaw, 1896; Lawson, 1904 a), *Taxodium* (Coker, 1903) and *Cryptomeria* (Lawson, 1904 b). Our knowledge about the life-history of the genus *Cunninghamia* is very meager, being based entirely on the fragmentary records of Arnoldi (1900) who has studied the genus incidentally, with insufficient material, in his comparative investigations of the *Taxodieae*. The present work was begun in the summer of 1905 with the hope of filling up the

[1]) A preliminary note was published in Bot. Mag. Tokyo. Vol. 22. (Miyake, 1908.)

[2]) He was not quite sure about *Cunninghamia* as the following statement shows: „Es wird also nach meiner Meinung die von Eichler als Pinoideae-Abietineae-Taxodiinae bezeichnete Gruppe in drei Familien geteilt. Die erste Familie Sequoiaceae — enthält zwei Gattungen: *Sequoia* and *Wellingtonia*; *Taxodium* und *Cryptomeria*, vielleicht auch *Cunninghamia (?)*, werden mit den Cupressineen vereinigt; *Sciadopitys* wird am besten als Repräsentant einer eigenen Familie Sciadopiteae — bezeichnet." (Arnoldi, 1900, p. 23.)

[3]) Seven genera have hitherto been included in the Taxodieae, and an another genus *Taiwania* was recently established by Hayata (1906) basing on a new Conifer from Formosa.

gaps left by Arnoldi and thus to complete, as far as possible, the history of the gametophytes and embryogeny of the genus.

Cunninghamia sinensis, which was the only member of the genus, until the recent discovery in Formosa, disclosed the presence of a sister species *C. Konishii* (Hayata, 1908), is a native of China and is found in Japan only in the cultivated condition. The material for the present study was collected chiefly by myself during the last four years 1905—1908 from plants growing in Kyoto and Tokyo. A few materials which had been collected by Prof. K. Shibata before the year 1905 and kindly given to me, were also examined.

The material was obtained from different trees, and from several cones of the same tree at each collection, and the fixing was done immediately after the collection. The staminate cones were fixed entire or cut into several pieces according to their sizes. In the early stages of development the ovules were fixed with a part of the scales, and later the ovules were entirely removed from the scales. For older stages, a part or the whole of the integument was removed before fixing.

Flemming's chrom-osmo-acetic acid solution of various concentrations was chiefly used for fixing, but chrom-acetic mixture was also occasionally used. After fixing, the material was washed, dehydrated and imbedded in paraffin in the usual way. The sections were cut usually from 5 to 10 μ in thickness. For staining, Flemming's safranin, gentian violet, and orange combination or Heidenhain's iron-alum haematoxylin were used.

Development of the Pollen.

The staminate cones make their appearance, at or near the tips of the branches, as early as September of the year preceding pollination. The mature cones at the time of pollination is shown in text-figure 1. Young microsporangium, as observed in early November, has the wall consisting of two or three layers of cells and just within, in immediate contact with the archesporium, there is a layer of tapetum-cells. The archesporial cells are found in constant division during the autumn and the pollen mother-cells are formed before the end of the year.

The division of the pollen mother-cell takes place (in the middle part of Japan) about the end of February or the beginning of March. The pollen mother-cell, whose nucleus is in a resting condition, is shown in Fig. 1. As the cell prepares for division, the contents of the nucleus undergo a synaptic contraction (fig. 2). Then follows the spirem stage (fig. 3). The thin spirem thread gradually thickens itself and the double nature of the thread becomes more or less apparent (fig. 4). The thick spirem now segments into chromosomes (fig. 5). The stages between synapsis and chromosome-formation are now considered as the most important phases in the reduction-division, and have been investigated with special care by several cytologists during last few years. The

results and interpretations do not agree, and the opinions still differ among various investigators. In the present paper I have no intention to enter into a discussion of the disputed points; and the minute descriptions of these as well as other stages of the reduction-division are not to be given.

The chromosomes formed by the segmentation of the spirem are found in pairs. The bivalent chromosomes now become short and thick (fig. 5). With the disappearance of the nucleolus and the nuclear membrane, the formation of the spindle begins. The spindle is at



Text-fig. 1. Staminate cones ready for pollination, seen from the underside of a branch. About $\times$ $^{3}/_{4}$.

first multipolar and later assumes the bipolar structure (figs. 6—8). The chromosomes then arrange themselves at the equator of the spindle as shown in figs. 7 and 8. The number of the chromosomes can easily be counted at this stage, viewing from a pole of the spindle. Their number, i. e., that of the bivalent chromosomes, is twelve, as it is usually the case with other Conifers (fig. 9).

Each of the bivalent chromosomes, which are arranged at the equatorial plate, soon separates into two, and the daughter-chromosomes begin to move toward the poles. Very soon the chromosomes show the sign of longitudinal splitting and, as they approach

the poles, they appear as two thick and bent double rods (figs. 10, 11). Fig. 12 shows the chromosomes as they accumulate in both poles of the spindle; the daughter-nuclei are then organized as shown in fig. 13.

The daughter-nuclei, between which no wall is formed, soon become ready for the next division. The two spindles of the second division, are either parallel or perpendicular to each other. Various stages of the division are shown in figs. 14—18. After the four grand-daughter-nuclei are completely formed, walls appear between them and thus four pollen-cells or microspores are organized. Ultimately a fresh wall is formed around each cell, and the microspores then separate from each other by the dissolution of the original walls (fig. 19). After the microspores are separated from each other, they undergo a rapid growth and the walls become considerably thickened (fig. 20). The fully-formed microspore is a more or less spherical cell with a prominent nucleus; the nucleus usually contains a nucleolus. The wall of the microspore seems to consist of a thin exine and a thick intine (figs. 20, 21).

Development of the Male Gametophyte.

Pollination begins, as a rule, in the first few days of April, though the date differs somewhat by season as well as by locality. In Kyoto one tree has begun to shed the pollen on April 4 in 1906. In Tokyo pollination began in two different trees on April 1 in 1908. It usually lasts about ten days or two weeks. The pollen-grain, at the time of pollination, contains two nuclei unequal in size. The larger one represents the vegetative or tube-nucleus, and the smaller one corresponds to the generative nucleus. The two nuclei are separated from each other by a delicate plasmic membrane (fig. 26). The division in the formation of these two nuclei or cells seems to take place a few days before pollination. Various stages of the division are shown in figs. 22—25. The absence of the sterile prothallial cells seems to be the rule among the *Taxodieae* and the *Cupressineae*. The same thing is also found in the *Taxeae*[1]). In other groups of the *Coniferae*, one or two prothallial cells are usually formed.

A few days after pollination, the pollen found at the apex of the nucellus begins to send out tube. The pollen-tube, penetrating the tissue of the nucellus, grows gradually downward. The generative cell now divides into two, i. e., the so-called stalk- and body-cells. The process of the division itself has not been observed. The body-cell then assumes a more or less spherical shape, while the nucleus of the stalk-cell soon looses its own cytoplasm and lies free in the cytoplasm of the tube (fig. 27). Both the body-cell and the stalk-nucleus now enter into the pollen-tube, and move

[1]) The genus *Phyllocladus* which was formally placed in the *Taxeae*, having two or three prothallial cells in the pollen, seems to have more affinity to the *Podocarpeae*, and should better be excluded from the former (Pilger, 1905; Robertson, 1906; Kildahl, 1908).

slowly downward following the tube-nucleus which was previously found in the tube (figs. 28, 30, 31).

The stalk-nucleus now advances slightly ahead of the body-cell and comes very close to the tube-nucleus. The stalk-nucleus which was at first smaller than the tube-nucleus, soon approaches the latter in size, and as the both nuclei are of the same structure, it is almost impossible to distinguish one from the other in the later history of the pollen-tube (figs. 31—34). As the body-cell moves down the pollen-tube, following the stalk- and tube-nuclei, it becomes more or less elongated and increases much in size; it has no definite cell-wall and often assumes a more or less irregular outline (figs. 31, 32).

The downward growth of the pollen-tube is at first relatively slow and at the later stage of the development it is much accelerated. Fig. 31 shows the stage when the pollen-tube is about half way advanced the nucellar tissue in the middle of June, and in fig. 32 we have the tube which has almost completed the penetration of the nucellus in the end of June.

About the end of June, the pollen-tube reaches the female prothallium and soon penetrates into the depression just above the archegonial complex (figs. 70, 111). The body-cell, which is now very much enlarged and almost spherical in shape, lies at the enlarged tip of the pollen-tube. The tube- and stalk-nuclei are found just below the body-cell, being imbedded in the granular cytoplasm with numerous starch-granules (figs. 33, 34, 106 a, 106 b).

The body-cell has a large nucleus surrounded by the dense, finely granular cytoplasm. The nucleus has a prominent nucleolus and a well marked reticulum (figs. 34, 106 a, 106 b). As the cell prepares for the final division, it becomes more or less elliptical in outline. The figures showing the stages of the division were not found. The division takes place usually during the first few days of July. Figs. 35 and 107 show the sperm-cells which are completely organized. The two sperm-cells are of the same shape and of equal size. Each sperm-cell has a large nucleus and the latter is surrounded by a dense mass of cytoplasm containing abundant starch-granules. In the mature sperm-cell, as shown in fig. 35, the starch-granules are often arranged in a dense sheath immediately surrounding the nucleus and a clear area is seen in the periphery of the cell. A similar arrangement of the starch in the sperm-cell has been observed by Coker (1903, p. 11 and fig. 31) in *Taxodium*. When the sperm-cells are fully formed, fertilization takes place almost immediately.

The development and structure of the male gametophyte of *Cunninghamia* above described agree on the whole with those of *Taxodium* (Coker, 1903), *Cryptomeria* (Lawson, 1904 b) and the *Cupressineae* (Land, 1902; Lawson, 1907; Norén, 1907).

Formation of the Megaspore.

The pistillate cones appear as inconspicuous buds at or near the apex of shoots of the same year, in autumn. The ovules, as

they first appear, are seen as swellings on the axile of the sporophyll. Each sporophyll contains three ovules. The development of the integument and the formation of the megaspore occurs in early spring of the next year.

The megaspore mother-cell becomes differentiated shortly before pollination. Only one megaspore mother-cell is formed in each ovule and is situated about on the same level as the point of insertion of the integument (fig. 42). In this respect *Cunninghamia* agrees with *Taxodium* (Coker, 1903) and differs from *Cryptomeria*



Text-fig. 2. Pistillate cones at the time of pollination, seen from the upper side of a branch. About × $^3/_4$.

(Lawson, 1904 b) where a group of three or four mother-cells is organized. *Cryptomeria,* on the other hand, resembles *Sequoia* (Shaw, 1896; Lawson, 1904 a) where five or six mother-cells are formed.

The megaspore mother-cell is divided about the time of pollination, i. e., the beginning of April. The division commences with the sinaptic stage and is evidently the reduction-division. Various stages of the first division are shown in figs. 36—40. In *Taxodium,* according to Coker (1903), two cells unequal in size are formed as a result of the first division, but only the large lower one of these divides again. Thus there are only three

megaspores are formed from the mother-cell instead of four as it is the case with *Sequoia* (Shaw, 1896; Lawson, 1904a) and several other Conifers. As the megaspore mother-cell prepares for division, the nucleus is found in the upper part of the cell, and the accumulation of the starch-grains in the lower part of the cell is noticeable (figs. 37, 39). From this as well as from the position of the spindle, as shown in figs. 39 and 30, it can be inferred that the resulting daughter-cells would be unequal in size as was observed by Coker in *Taxodium*, although I was not able to find the later stages of the division. The second division was not studied. I am, therefore, not able to determine the number of the potential megaspores formed, but judging from the position of the spindle of the first division and the figure as shown in fig. 41 I am inclined to think that the number would usually be three as it is the case with *Taxodium*.

The number of potential megaspores formed from a single mother-cell is not constant even among the members of the same genus. Strasburger (1879) reports that, in *Larix europea*, there are usually three cells formed from the division of a mother-cell. Juel (1900) found four megaspores in *Larix sibirica*. In *Pinus laricio*, Coulter and Chamberlain (1901) find four megaspores, while Miss Ferguson (1904) states that among several species of *Pinus* the number varies from three to four and the variation may be found even in the same species, although there is a tendency in some species to form three and in others four cells. In *Juniperus communis* (Norén, 1907) the number seems to be usually three and rarely four. The formation of four potential megaspores seems to occur also normally in *Sequoia* (Shaw, 1896; Lawson 1904a), *Thuja* (Coker, 1904; Lawson, 1907), *Libocedrus* (Lawson, 1907) and *Taxus* (Strasburger, 1904; Coker, 1904).

Development of the Female Gametophyte.

The lowest of the megaspores now begins to enlarge, and develops into the female prothallium. The upper sister-cells gradually disintegrate and are crowded to the upper corner of the growing megaspore, remaining for a time as small deeply staining bodies which finally disappear altogether. As the megaspore grows to its full size, the cytoplasm seems to withdraw from the central portion of the cell by the formation of a large vacuole. The nucleus is found in one side of the cell and imbeds itself in the peripheral layer of cytoplasm (fig. 41). The organization of the parietal layer of cytoplasm in the one cell stage has been demonstrated by Miss Ferguson (1904) in *Pinus*. Norén (1907) seems to have observed a similar fact in *Juniperus*.

The nucleus of the megaspore then begins to divide. The free nuclei, formed by the successive divisions, are imbedded in the parietal layer of cytoplasm (figs. 43—46). The division takes place simultaneously, as it seems to be the rule in the free-nucleated young prothallium of the Gymnosperms (fig. 47). Miss

Carothers (1907) reports that in the early stages of the growing female prothallium of *Ginkgo,* the division of the free nuclei is simultaneous, but later free nuclear divisions proceed irregularly. The question whether this is normally so in *Ginkgo* or represents rather an abnormal case, remains to be investigated. Her material was subjected to "unnatural condition — growth after separation from the tree — although an effort was made to render conditions as natural as possible", and the author herself admits that the latter alternative is not impossible.

It is usual in the *Coniferae,* that in each ovule, a single megaspore develops into the female prothallium, and I have never found a case in *Cunninghamia* where the ovule contained more than one prothallium. Arnoldi (1900), however, found that more than one prothallium are sometimes developed in the ovule of *Cunninghamia,* and figures as many as five young prothallia of various sizes in a single ovule (Arnoldi, 1900, texfig. 5). In *Cryptomeria* Lawson (1904 b) found that only one out of twelve or sixteen potential megaspores germinates and there is consequently but one prothallium formed. Coker (1903) found that in *Taxodium* only a single prothallium is usually formed, but one case was found in which the nucellus contained two young prothallia. Hofmeister (1851) mentions the occasional presence of two prothallia in *Pinus sylvestris* and *Taxus baccata.* It was since confirmed by Farmer (1892) for *Pinus* and by Strasburger (1904) and Coker (1904) for *Taxus.* Coker (1902) has also found two prothallia in the young ovule of *Podocarpus.* In *Sequoia* (Arnoldi, 1899 a, 1899 b; Lawson, 1904 a) there are usually more than one prothallium organized, and as many as eight has been counted in a single ovule; one of them enlarges more rapidly than others and form the primary prothallium, while one or two secondary prothallia, though failing to produce true prothallial tissue, nevertheless reach an advanced stage of development. In this respect *Sequoia* differs from other Conifers where the single prothallium seems to be the rule.

Early in the development of the young prothallium, it is surrounded by two to four layers of larger cells or tapetum. Each cell of the tapetum has a larger nucleus and denser cytoplasm when compared with the surrounding cells of the nucellus (figs. 46, 108). The presence of the tapetum-tissue in *Cunninghamia* has already been observed by Arnoldi and is figured in his paper (Arnoldi, 1900, textfigs. 4 and 5, Pl. XVII, fig. 2). A similar tapetum was found in *Taxodium* by Coker (1903), while it is reported by Lawson (1904 b) to be absent in *Cryptomeria.*

The origin of the tapetal layer has been differently interpretted by various investigators. Lang (1901) designates a similar tissue in *Stangeria* as sporogenous cells. Thomson (1905) considers that in all Gymnosperms whose megaspore-membrane belongs to a normal type have the tapetum originated from the sporogenous tissue. Norén (1907) agrees with the above mentioned authors in regarding the tapetum-cells in *Juniperus* as sporogenous in origin. Coker (1903) on the other hand, is inclined to take the tapetal

tissue in *Taxodium* as not sporogenous in nature, but as formed from the nucellar cells surrounding the megaspore mother-cell. Miss Ferguson (1904) shares the same view in regard to the tapetum in *Pinus*, and attributes to the tissue the function of nourishing and protecting the growing prothallium. I have also observed that the similar tissue in *Cunninghamia* originates from undifferentiated cells of nucellus immediately surrounding the megaspore mother-cell, and am inclined to accept the latter interpretation.

The growth of the young prothallium is very slow during the first month of its development. Fig. 45 shows the stage reached on April 30, and on May 17 it has reached the stage shown in fig. 49. Growth then becomes more rapid and at the beginning of June, the prothallium which is still only a protoplasmic sac with an enormous vacuole surrounded by a cytoplasmic layer containing numerous free nuclei, attains to a considerable size (figs. 50, 109). Fig. 51 shows a part of the parietal layer of protoplasm in fig. 50 more highly magnified. Fig. 52 shows the surface view of the same. The free nuclear division now ceases and walls are developed between the nuclei. The manner of the wall-formation is shown in figs. 53—55. It seems to occur about between June 10 and 15.

The development of the prothallial tissue in Gymnosperms was first carefully investigated by Mlle. Sokolowa (1890) and her observations have, in general, been confirmed by most of the later investigators. The early stages of the prothallium-formation in *Cunninghamia* agrees on the whole with that described by Mlle. Sokolowa. No wall is formed on the inner side of the protoplasm facing the vacuole as first observed by Mlle. Sokolowa in other Conifers. A section, made parallel to the inner surface of the parietal layer of protoplasm, is shown in fig. 55. The cells are polygonal in outline and contain some starch-grains.

According to Mlle. Sokolowa, the first prothallial cells grow inward forming long open tubes which extend to the center without division; walls are then formed as the inner end of the tubes meet, and later on the cells become divided by cross-walls. A similar process of prothallium-formation was described by Arnoldi (1900) in *Sequoia* and the same was found to be the case with *Taxodium* studied by Coker (1903). Norén's (1907) observations on *Juniperus communis* agree on the whole with those of Mlle. Sokolowa.

Miss Ferguson's description (1904) of the prothallium-formation of *Pinus* differs somewhat from those of the above mentioned writers. She states that "no cell has ever been observed to extend from the circumference to the center of the prothallial cavity", and the first prothallial cells are divided by cross-walls before they reach the center of the vacuole. Lawson (1904 b) has observed a similar thing in the early stages of the prothallium-formation of *Cryptomeria*, although his statement of the later stages differs markedly from that given by any former investigators. My own observations on the formation of the prothallial tissue in *Cunning-*

hamia agree on the whole with the description of Miss Ferguson. As the first prothallial cells elongate toward the center of the vacuole, they divide several times by cross walls before reaching the center of the cavity. A part of the prothallial tissue as they half way advanced toward the center of the vacuole is shown in fig. 57.

The filling up of the central vacuole with growing prothallial tissue proceeds rather rapidly, and in about a week after the first wall-formation the whole megasporic or embryo-sac is filled with solid tissue. The stage just after the formation of the solid prothallial tissue is shown in fig. 58. Arnoldi (1900), Coker (1903), Lawson (1904) and several other recent investigators, confirming an earlier statement of Strasburger (1880), have noted many nuclei in each of the young prothallial cells. Miss Ferguson (1904), however, has "not observed multinucleated cells in the prothallium of *Pinus* up to the time when the suspensor has elongated and carried a several celled embryo to a considerable depth into the endosperm." She adds: "There is often an appearance of more than one nucleus in a cell, but careful study never fails to demonstrate a delicate cell-wall between the nuclei. At an early stage in prothallial development the cell-walls are very delicate, scarcely more than condensations of the ectoplasm so that they might easily be mistaken, in *Pinus*, for strands of cytoplasm. Doubtless the cells become plurinucleated during a more advanced stage in embryo formation." I have also failed to find multinucleated cells in young prothallium of *Cunninghamia*, but in the older prothallium, some of the cells seemed to contain more than one, usually two, nuclei in each. Careful study has sometimes proved that some of those cells are only apparently bi- or multinucleated, a very delicate wall being found between the nuclei. Thus most of the cells of the mature prothallium were found to be uninucleated.

It was often maintained that the nuclear division in the prothallium is sometimes amitotic. Mlle. Sokolowa (1890) makes a similar statement in her studies on the prothallium-formation of various Gymnosperms. Norén (1907) mentions that "Diese Teilung (division of the first prothallial cells) ist oft amitotisch, was auch von Sokolowa erwähnt wird". Coker (1903), on the other hand, states that "these nuclear divisions are generally, at least, of the mitotic type". So far as my observation goes, the division takes place mitotically, and no case was come across in which the nucleus showed a sign of amitosis.

The wall enclosing the female prothallium, or the megaspore-membrane is at first thin and delicate. During the growth of the prothallium the membrane becomes thicker and more conspicuous. Fig. 51 shows the female prothallium just before the wall-formation and the megaspore-membrane is found about half way thickened. In figs. 53 and 54 the double nature of the membrane, as clearly pointed out by Thomson (1905) in other Gymnosperms, is more prominent. In the mature prothallium, the exosporium shows characteristic radial striations and is several times as thick as the

endosporium. The megaspore-membrane is thicker at the lower part of the prothallium and becomes thinner toward the tip. Fig. 56 shows a part of the base of the female prothallium where the membrane is thickest and measures about 3 μ in thickness.

Thomson (1905) has made an extensive comparative study on the distribution and character of the megaspore-membrane of Gymnosperms. The thickness and structure of the membrane is considered by him to have great phylogenetic significance. Thus the coat is thick and well developed in the Cycadales, the group which is recognized as the most primitive of the modern Gymnosperms, while it is much thinner in the Gnetales, which is considered as being the highly specialized of the Gymnosperms. Among the members of the *Taxodieae*, *Sciadopitys* has the thickest megaspore-membrane and has more affinity to the *Abietineae*. Of two species of *Sequoia*, *S. sempervirens* has thicker membrane and measures about 2.5 μ in comparatively young stage, while in the mature seed of *S. gigantea* the coat is only 1.5 to 2 μ in thickness. According to Thomson (1905), in the mature seed of *Cryptomeria* the megaspore coat is not so thick as it is in *S. gigantea*, but otherwise is very similar to that of the latter". Thomson has also examined the megaspore-membrane of the mature seed of *Taxodium* and gives its thickness as about 2.5 μ. The megaspore-membrane of *Cunnighamia* seems to be as thick as that of any other member of the *Taxodieae*, except *Sciadopitys*, if not much thicker.

Development of the Archegonia.

The archegonial initials become apparent about the middle of June as a group of cells at the apex of the prothallium. They are the peripheral cells of the prothallial apex, and may be differentiated even before the prothallial tissue is thoroughly organized. When the archegonial initials are first formed, they are scarcely larger than the other cells of the prothallium and can only be distinguished from the neighboring cells by the larger nuclei and denser cytoplasm (figs. 58, 59). They soon become enlarged and elongate to three or four times of the original size before they divide. The fully formed archegonial initial has a prominent nucleus situated at the tip of the cell and most of the cytoplasm is collected around it. A very large vacuole occupies the greater part of the cell (figs. 60, 61). Fig. 62 shows the upper part of an archegonial initial whose nucleus is just dividing. This division results in the organization of a smaller upper cell, the primary neck-cell, and a large lower cell, the central cell of the archegonium (fig. 63).

The primary neck-cell soon divides into two cells by an anticlinal wall (figs. 64, 65). The two cells then divide again by walls which are perpendicular to the first and the four cells thus formed all lie in the same plane. The neck-cells usually divide no more, and the neck of the full-grown archegonium consists typically of a single tier of four cells. The neck, therefore, shows

but two cells in longitudinal section and it is only in the cross-section that all the four cells come under one view (fig. 76). Variation in the number and arrangement of the neck-cells has sometimes been observed. Figs. 73—75 show the diversity that may occur in the neck as seen in longitudinal section. Variation in the number of neck-cells has often been noticed in other Conifers. According to Coker (1903) they may vary from two to sixteen or more in *Taxodium.* In *Sequoia* (Arnoldi, 1899; Lawson, 1904 a) they are typically two and sometimes four. In *Cryptomeria* (Lawson, 1904 b) the neck consists normally of a single tier of four cells, and it was only in one preparation that Lawson found "a variation from this number and that was in a longitudinal section where four were observed, suggesting that there may have been eight altogether." In *Tsuja* (Land, 1902), the neck-cells seem to vary from two to six, and they may vary from four to six in *Libocedrus* (Lawson, 1907).

The rapid growth of the central cell takes place soon after its formation. The stages of its development are shown in figs. 63—68. The cytoplasm at first contains a very big vacuole beside a number of smaller ones, and as the cell continues to grow, the amount of cytoplasm increases much more rapidly. When the archegonium reaches to its full size, number of vacuoles of various sizes are found imbedded in the more or less finely granular cytoplasm (fig. 68). The nucleus of the central cell is, from the first, always situated near the apex of the cell and contains a prominent nucleolus.

Coker (1903) noticed two dense area in the cytoplasm of the central cell in *Taxodium*, one at the tip and the other near the base. According to him "these areas are of dense fibrous material", and "from them fibers radiate to the surface of the cell". Norén (1904, 1907) found a similar structure in *Juniperus* and named it "Strahlungscentrum". I have also found such a dense cytoplasmic mass at the tip of the full-grown central cell very near or almost in contact with the nucleus. But I failed to observe a similar structure near the base of the cell.

The development of the archegonia agrees, on the whole, with that observed in *Taxodium* and *Cryptomeria*, and of the Cupressineae type. The process is rather rapid, and at the end of June the archegonial complex is fully formed (figs. 69, 70, 110). It is usual that a single archegonial complex is located at the tip of each female prothallium, but a case was found in which two archegonial groups were present near the apex of a prothallium (fig. 105). The number of archegonia in a complex varies usually from thirteen to sixteen though smaller and larger numbers may sometimes occur. Unlike that of *Cryptomeria* and *Taxodium* the archegonial complex has a sterile prothallial tissue at the center, while the archegonia are arranged around it, completely enclosing the former (figs. 71, 72). Such an arrangement of the archegonia around a sterile tissue has not been found in any member of the *Taxodieae* and the *Cupressineae* so far investigated.

Enveloping the archegonial complex, there is a single layer of sheath- or jacket-cells. At first they are poor in contents and can scarcely be distinguished from the neighboring cells of the prothallium, but later on the cells become rich in cytoplasm and the nuclei more prominent (figs. 69, 70, 72, 87). In the full-grown archegonia, many of the jacket-cells are binucleate. The same was found to be the case with *Libocedrus* by Lawson (1907). Coker (1903) also mentions that the jacket-cells of the mature archegonia in *Taxodium* generally contain two nuclei. In *Cryptomeria,* according to Lawson (1904b), nearly all of them are multinucleate. It is to be noticed that the jacket-cells near the apex of the archegonia are generally poor in contents and resembles closely the adjacent prothallial cells. Judging from the figures of Lawson (1904b, figs. 39, 40) this seems to be true also in *Cryptomeria.*

As the central cell of the archegonium reaches its full size, the cytoplasm becomes densely granular and most of the smaller vacuoles disappear, leaving usually one big vacuole at the center. The nucleus now undergoes division. The early stages of the division were not found. Various stages of the karyokinetic spindle are shown in figs. 77—81. All of the nuclei of a single archegonial complex seem to divide almost simultaneously. Of the two nuclei thus formed, the upper one, the ventral canal-nucleus, usually soon degenerates and its remnant may, for a time, be seen as deeply staining body at the tip of the egg (fig. 82).

Arnoldi (1900) denies the formation of a ventral canal-nucleus in *Sequoia, Taxodium, Cryptomeria* and *Cunninghamia.* His conclusion was not confirmed by the later researches of Coker (1903) in *Taxodium* and those of Lawson (1904) in *Sequoia* and *Cryptomeria.* Coker has studied carefully the division in the ventral canal-nucleus in *Taxodium.* Although Lawson did not observe any division-figure in the two genera above mentioned, he seems to have enough evidence for the existence of such division. My observations now put the formation of the ventral canal-nucleus in *Cunninghamia* beyond doubt. A doubt was also expressed by Arnoldi (1899b) as to the presence of a ventral canal-nucleus in the *Cupressineae*; but the recent Investigators (Land, 1902; Norén, 1907; Lawson, 1907) all agree in the existence of such nucleus in that group. Only other species of the *Coniferae*, in which the absence of a ventral canal-nucleus was reported, is *Torreya taxifolia* (Coulter and Land, 1905). It was, however, found in *Torreya californica* by Miss Robertson (1904), and it is not improbable that the later researches may reveal the existence of the nucleus in the former species. It seems, therefore, that the formation of the ventral canal-cell or nucleus is a rule among the Coniferae and also among the rest of the Gymnosperms.

The lower of the two nuclei, resulted from the division of the central nucleus, the egg-nucleus, immediately begins to enlarge, and at the same time moves downward (figs. 82, 83). In the mature egg, the nucleus is usually found about one third below

the tip, and right below it, is one large vacuole occupying the center of the egg (figs. 84—87). The structure of the egg-nucleus does not seem to differ much from that of the other Conifers. It contains a more or less interrupted reticulum, which appears somewhat granular and may be composed of an irregular network of linin in which chromatic granules are imbedded (figs. 84—86, 88—90, 112).

The cytoplasm of the egg presents a finely granular appearance and contains no such bodies as can be compared with the proteid-vacuoles of the Abietineae. Only some more or less deeply-staining granules are often found scattered in the cytoplasm (figs. 84—86).

Fertilization.

Fertilization seems to take place one or two days after the cutting off of the ventral canal-nucleus and immediately after the egg-nucleus reaches its mature size. The date varies by season and locality. It differs also even in the same tree. In my material, most of the fusing nuclei were found between July 3 and 5. Generally speaking, we may say that in the middle part of Japan, the fertilization of *Cunninghamia sinensis* occurs during the first week of July, i. e., about three months after pollination.

As was stated before, the pollen-tube reaches the depression, the archegonial chamber, above the archegonial complex at the end of June. The division of the generative cell, which is situated at the tip of the tube, seems to take place about the same time as that of the central cell of the archegonium. The two sperm-cells, formed as the result of the division, become somewhat enlarged and filled with starch, as was already described. Now the sperm-cells are ready for fertilization, and the stalk- and tube-nuclei are found more or less disorganizing right below them (figs. 35, 87).

Only one sperm-cell enters each archegonium. No case was found in which two sperm-cells entered into the same egg as it appears sometimes to be the case with *Taxodium* (Coker, 1903). The sperm-cell advances toward the egg-nucleus, and its nucleus soon comes in contact with the egg-nucleus. The sperm-nucleus now flattens itself against the egg-nucleus (figs. 88—90). The diameter of the sperm-nucleus, before entering into the egg, is about half of the egg-nucleus (figs. 35, 90, 107, 112). The former seems to enlarge somewhat after entering the egg, and at the time of conjugation, it approaches the egg-nucleus in size, though somewhat smaller than the latter (figs. 88—90). A similar enlarging of the sperm-nucleus in the egg was also described by Coker (1903) in *Taxodium* and by Lawson (1904b) in *Cryptomeria*.

The fusing nuclei retain their identity for sometime, the two nuclei being separated by a membrane. They are surrounded by a dense sheath of starch-granules (figs. 89, 90, 113). There is no doubt that the greater part of the substance of the sheath is derived from the sperm-cell. A similar starch-sheath was observed in *Taxodium* (Coker, 1903) and *Cryptomeria* (Lawson, 1904b).

Strasburger (1884) has noticed the starch-sheath around the fusing nuclei of *Juniperus* and expressed a surprise at the sudden appearance of starch, as he has not found any starch in the sperm-cell, while the pollen-tube contains very little starch at the time of fertilization. Later students of the *Cupressineae* (Lawson, 1907; Norén, 1907) have also observed the presence of the starch-sheath, except Land (1902) who makes no mention about it in *Thuja*. The presence of starch in the sperm-cells were mentioned by Norén in *Juniperus* and by Lawson in *Libocedrus*. *Taxodium*, *Cryptomeria* and *Cunninghamia* have then these points in common with the Cupressineae.

The fusing nuclei are usually found at the center of the egg, occupying the cavity of the vacuole, into which they have probably dropped in after both nuclei came in contact. They may not fill up the entire space of the vacuole, and there is often a space left between them and the rest of the egg-cytoplasm (figs. 89, 113). This space is, however, gradually filled up by the surrounding cytoplasm, and almost disappear at the time of the first spindle-formation.

The outline of the female and male nuclei remains distinct until the fusing nuclei prepare themselves for division. It has been reported that in *Taxodium* (Coker, 1903) and *Taxus* (Jäger, 1899) the fertilized nucleus passes down to the base of the egg before the first division occurs. This is evidently not the case in *Cunninghamia*, for the first division-figure was always found at or near the center of the egg, just about the point where the fertilized nucleus is usually located (fig. 114). Most investigators of the *Coniferae* agree that the first division of the fertilized nucleus occurs near the center of the egg. So it was found by Lawson to be the case in *Cryptomeria* and several other members of the *Cupressineae*. Arnoldi (1900), on the other hand, states that in *Sequoia* the first division takes place at the base of the egg, but the fact was not confirmed by Lawson (1904 a).

Embryo-formation.

The fertilized nucleus soon prepares for division, while the outline of each sexual nuclei is still distinct. The nuclear membrane becomes indistinct and the spindle originates at the point where the walls of two nuclei meet. The process of division does not seem to differ much from that observed in other Conifers. Miss Ferguson (1901, 1904) made a very minute study of the division in *Pinus* and the results of her study can, in the main, be also applied to *Cunninghamia*. An early stage in the spindle-formation of *Cunninghamia* is shown in fig. 91 which resembles Miss Ferguson's (1901) fig. 56 with the exception that the latter has no starch-sheath. The sindle is intra-nuclear and seems to originate as a multipolar structure. The chromosomes are found in two groups and each group has evidently derived from one of the sexual nuclei.

In the conjugating nuclei of *Juniperus communis* Norén (1907) observed the decrease of the chromatic substance and the corresponding increase of the nucleolus-like bodies the "Pseudonuclei" which he thinks contribute the greater part of the substance of the chromosomes. Although I do not have enough evidence to speak for or against Norén's view, some of my preparations like fig. 90 may suggest the possibility of such a process. In figs. 92 and 114 are shown completely formed spindle, with chromosomes accumulating near the equator of the former; the paternal and maternal elements can no longer be distinguished.

The result of the first division is shown in fig. 94; two daughter-nuclei are surrounded by dense mass of starch-granules, and they travel toward the base of the egg. As they reach the base of the archegonium (figs. 95, 96), both nuclei divide simultaneously, and four free nuclei are formed as shown in fig. 97. The third division which now follows is also simultaneous and results in the formation of eight nuclei, which are arranged in tiers as shown in fig. 98. Walls are then formed between the nuclei, the upper tier remaining open at the top.

In *Cryptomeria*, Lawson (1904b) finds that the continuous fibrils of the spindle persists, and the first cell-membranes of the embryo are formed between the nuclei. According to Miss Ferguson (1901, 1904), who has studied the first wall-formation of the proembryo in *Pinus*, the spindle fibers of the third division seem to disappear before the walls are formed between the nuclei. Although I have not followed the process of the first wall-formation in detail, I am inclined to accept the view of the latter investigator on this point. The stage as shown in fig. 98, in which no trace of spindle fibers is visible between the eight free nuclei, can hardly be interpretted in accordance with Lawson's view.

While in the *Abietineae*, the eight nuclei of the proembryo, as a rule, arrange themselves in two tiers of four nuclei each, the same stage of *Cunninghamia*, *Cryptomeria* and *Taxodium* does not show such regularity in the arrangement of the nuclei. Coker (1903) states that in *Taxodium* two nuclei are situated at the base, and six nuclei lie above them in one plane. He adds: "while this is the usual arrangement, it is not uncommon to find only one at the base, while the other seven are arranged above it. In a few cases there were three below and five above." In *Cunninghamia* the number of cells in each of the two tiers is also not constant; it seems, however, that the upper tier generally contains five nuclei and the lower three, as shown in fig. 98. It was sometimes found that there are two below and six above. The other combinations of cell-arrangement are also possible. The lower group of completely-walled cells may not lie in the same plane; they are sometimes found one above the other instead of side by side.

The nuclei of the upper tier then divide simultaneously and the walls are formed between the daughter-nuclei (figs. 99—102). We have now in the proembryo two tiers of cells and one tier of the incompletely-walled cells (figs. 101, 102). Lawson (1904b)

states that in *Cryptomeria* the upper tier or the rosette consists of only free nuclei, no wall being formed between them, but I have found that in *Cunninghamia* the nuclei are all surrounded by walls at the sides, being open only at the top.

The middle tier of cells now elongates into the suspensors while the lower tier or group of cells forms the embryo (figs. 103, 104). The cells of the young embryo may divide before the suspensors elongate.

The process of the proembryo-formation in *Cunninghamia* agree, on the whole, with that of *Taxodium*, *Cryptomeria* and the *Cupressineae*, while it differs considerably from *Sequoia* in which no free nuclei are formed in the proembryo.

There is often found, in the fertilized egg, an extra nucleus above the proembryonal nuclei. It is derived probably either from one of the two free nuclei previously found in the pollen-tube or from the ventral canal-nucleus (figs. 95, 99, 101). In one preparation, I have found it in division. The division-figure, however, seemed to be more or less abnormal (fig. 93). Such abnormal or abortive karyokinetic figures are not uncommon in the fertilized egg of the *Abietineae* (Ferguson, 1901, 1904; Miyake, 1903).

Systematic Position of Cunninghamia.

The present study shows that the gametophytes and embryogeny of *Cunninghamia* show a close affinity with *Taxodium* and *Cryptomeria*, and are distinctly of the *Cupressineae* type. So far as the embryological evidences go, I can only confirm the suggestion of Arnoldi that these three genera should better be removed from the *Taxodieae* and placed with the *Cupressineae*. A new sub-group the *Taxodinae*, may perhaps be established in the *Cupressineae*, to receive these new comers.

According to Arnoldi (1900) the archegonia of *Cryptomeria*, *Taxodium* and *Cunninghamia* are not always arranged in a compact complex as in the *Cupressineae*, but they are rather loosely arranged, having often some sterile prothallial cells inserted between themselves, and with less distinct sheath-layer. He, therefore, proposes to put these genera in the *Cupressineae*, as the more primitive member of the group[1]). The presence of a sterile

[1]) "Die bis jetzt mehr oder weniger entwicklungsgeschichtlich bekannten Gattungen der Cupressineen sind *Juniperus*, *Thuja*, *Biota*, *Cupressus* und *Callitris*. Bei allen diesen Pflanzen bilden die Archegonien scharf ausgesprochene Complexe, welche mit einer auch scharf ausgesprochenen Deckschicht umgeben sind, während das für *Cryptomeria*, *Taxodium* und *Cunninghamia* nicht immer der Fall ist, hier, wie es gezeigt worden ist, kommen sehr oft unvollständige Complexe vor, indem die Archegonien locker verbunden werden und zwischen ihnen auch Endospermschichten sich befinden, es wird auch die Deckschicht nicht immer scharf gebildet, indem ihre Zellen nicht viel von denen des Endosperms abweichen. Das gibt uns aber Recht, solche Archegoniencomplexe nur als älteren noch nicht fixierten Typus zu bezeichnen, welcher später bei etwas weiter in der Entwicklung fortgeschrittener Gruppe zu vollkommener Ausbildung gekommen ist. Wir können also diese drei Gattungen in die Familie der Cupressineen stellen und zwar sie als ältere Formen derselben bezeichnen." (Arnoldi, 1900, p. 23.)

prothallial tissue in the center of the archegonial complex of *Cunninghamia* is certainly a primitive character. So far as *Cunninghamia* is concerned, I can agree with Arnoldi in considering it as more primitive than other members of the *Cupressineae* so far investigated.

From the presence of a steril prothallial tissue in the archegonial complex, I consider *Cunninghamia* as the most primitive of the three genera. Otherwise, *Cunninghamia* agrees with *Taxodium* in the essential characters of the gametophytes. *Cryptomeria* is considered as of more modern origin than the other two, as the tapetum of the female gametophyte seems to be less developed than the others. Lawson (1904) was not able to detect any tapetum in *Cryptomeria,* but Thomson (1905) has found a poorly developed tapetum around the young female prothallium.

Summary.

The staminate cones begin to develop in the autumn of the year preceding pollination. The pollen mother-cells are formed before the end of the year.

The division of the pollen mother-cell takes place about the end of February or the beginning of March. The division shows clearly the stages characteristic of the reduction-division, the reduced number of chromosomes being twelve.

The mature pollen-grain contains two cells, the larger tube-cell and smaller generative cell. Pollination takes place during the first half of April.

As the pollen begins to send out tube, shortly after pollination, the generative cell divides into the body- and stalk-cells, and these move down toward the tube-nucleus which has previously found in the tube.

The stalk-cell soon looses its own cytoplasm and its nucleus then passes the body-cell and lies near the tube-nucleus.

The downward growth of the pollen-tube is at first relatively slow and at the later stage it is much accelerated. The pollen-tube reaches the female prothallium about the end of June and penetrates into the depression just above the archegonial complex.

The body-cell which is very much enlarged and almost spherical, now lies at the enlarged tip of the pollen-tube. It then divides to form two sperm-cells which are equal in size. The sperm-cell contains numerous starch-granules in its cytoplasm, and is ready to fertilize soon after its formation.

The pistillate cones begin their development in the autumn, and a single megaspore mother-cell is formed in each ovule shortly before pollination, in the following spring.

The megaspore mother-cell divides about the time of pollination. The division commences with the synapsis stage and is evidently the reduction-division.

The usual number of the potential megaspores is probably three. One of the megaspores, the lowest of the row, develops into the female gametophyte.

The female prothallium develops, as in the other Conifers, at first by free cell formation in a parietal layer of protoplasm enclosing the central vacuole. The division of the free nuclei goes hand in hand with the enlargment of the protoplasmic sac.

The wall-formation between the nuclei begins about June 10—15. The cells then elongate toward the center, and cross-walls are laid down before they meet.

The filling up of the central vacuole with prothallial tissue proceeds rather rapidly, and in about a week after the first wall-formation the whole megasporic sac is filled with solid tissue.

The young female prothallium is surrounded by two to four layers of tapetum-cells, while in the older stages the tapetum is reduced to a single layer of cells. In the mature prothallium, the tapetum shows the sign of disorganization.

The megaspore-membrane is fairly well developed in the mature prothallium, and consists of two layers. It is thicker toward the base of the prothallium.

The archegonia develop from peripheral cells at the micropylar end of the prothallium. They are arranged in a group, and the entire complex is surrounded by a single layer of sheath-cells. The number of archegonia in a complex varies usually from thirteen to sixteen. The number of the neck-cells in each archegonium is usually four.

The archegonial complex has a sterile prothallial tissue at the center and the archegonia are arranged around it completely enclosing the former. The archegonia are also surrounded by a common layer of sheath-cells.

A ventral canal-nucleus is cut off just before fertilization, and it, as a rule, soon disintegrates, being usually absent in the mature egg. The mature egg has a large nucleus situated somewhat above the center and a vacuole just below it.

Fertilization occurs about the first week of July. A single sperm-cell enters the archegonium and its nucleus soon fuses with the egg-nucleus. The fusing nuclei are surrounded by a dense sheath of starch-granules. The outline of the female and male nuclei remains distinct until the fertilized nucleus prepares itself for division.

The division of the fertilized nucleus takes place at or near the center of the egg. The two segmentation-nuclei then move down toward the base of the archegonium, where the succeeding two free nuclear divisions take place.

Eight free nuclei arrange themselves in two tiers at the base of the archegonium, and the walls are then formed between them, but the upper side of the upper tier is left open. The nuclei of the upper tier now divide. The proembryo consists of three tiers of cells, and the middle tier elongates into the suspensors while the upper tier, which is open above, forms a rossette, and the lower tier develops into the embryo.

The gametophytes and embryogeny of *Cunninghamia* shows a close affinity with *Taxodium* and *Cryptomeria*, and are distinctly

of the Cupressineae type. These three genera, therefore, should better be placed in the Cupressineae.

In conclusion, I wish to express my sincere thanks to my friend Prof. K. Shibata, who took trouble in making photomicrographs for me and also gave me some fixed ovules of *Cunninghamia*.

BOTANICAL INSTITUTE, AGRICULTURAL COLLEGE,
IMPERIAL UNIVERSITY, TOKYO, July 1909.

Literature Cited.

Arnoldi, W. (1899 a): Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen: I. Die Entwicklung des Endosperms bei *Sequoia sempervirens*. (Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. Tom. 13. 1899. p. 329.)

—— (1899 b): Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen: II. Über die Corpuscula und Pollenschläuche bei *Sequoia sempervirens*. (Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. Tom. 13. 1899. p. 405.)

—— (1900): Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen: V. Weitere Untersuchungen der Embryogenie in der Familie der Sequoiaceen. (Bull. Soc. Nat. Moscou. Tom. 14. 1900. p. 449.)

Carothers, I. E. (1907): Development of ovule and female gametophyte in *Ginkgo biloba*. (Bot. Gaz. Vol. 43. 1907. p. 116.)

Coker, W. (1902): Notes on the gametophytes and embryo of *Podocarpus*. (Bot. Gaz. Vol. 32. 1902. p. 89.)

—— (1903): On the gametophytes and embryo of *Taxodium*. (Bot. Gaz. Vol. 36. 1903. p. 1.)

—— (1904): On the spores of certain Coniferae. (Bot. Gaz. Vol. 38. 1904 p. 206.)

Coulter, J. M., and Chamberlain, J. C. (1901): Morphology of spermatophytes. New York 1901. Part I.

Coulter, J. M., and Land, W. J. G. (1905): Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*. (Bot. Gaz. Vol. 39. 1905. p. 161.)

Farmer, J. B. (1892): On the occurrence of two prothallia in an ovule of *Pinus sylvestris*. (Ann. Bot. Vol. 6. 1892. p. 213.)

Ferguson, M. C. (1901): The development of the egg and fertilization in *Pinus strobus*. (Ann. Bot. Vol. 15. 1901. p. 435.)

—— (1904): Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. (Proc. Wash. Acad. Sci. Vol. 6. 1904. p. 1.)

Hayata, B. (1906): On *Taiwania*, new genus of Coniferae from the island of Formosa. (Journ. Linn. Soc. Botany. Vol. 37. 1906. p. 330.)

—— (1908): On some new species of Coniferae from the island of Formosa. (Journ. Linn. Soc. Botany. Vol. 38. 1908. p. 297.)

Hofmeister, W. (1851): Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig 1851.

Jäger, L. (1899): Beiträge zur Kenntnis der Endospermbildung und zur Embryologie von *Taxus baccata* L. (Flora. Bd. 86. 1899. p. 241.)

Juel, H. O. (1900): Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35. 1900. p. 626.)

Kildahl, N. J. (1908): Affinities of *Phyllocladus*. (Bot. Gaz. Vol. 46. 1908. p. 464.)

Land, W. J. G. (1902): A morphological study of *Thuja*. (Bot. Gaz. Vol. 34. 1902. p. 249.)

Lang, W. H. (1900): Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia: II. The ovule of *Stangeria paradoxa*. (Ann. Bot. Vol. 14. 1900. p. 281.)

Lawson, A. A. (1904 a): The gametophytes, archegonia, fertilization and embryo of *Sequoia sempervirens*. (Ann. Bot. Vol. 18. 1904. p. 1.)

— (1904 b): The gametophytes, fertilization and embryo of *Cryptomeria japonica*. (Ann. Bot. Vol. 18. 1904. p. 417.)

— (1907): The gametophytes and embryo of the Cupressineae with special reference to *Libocedrus decurrens*. (Ann. Bot. Vol. 21. 1907. p. 281.)

Miyake, K. (1903): Contribution to the fertilization and embryogeny of *Abies balsamea*. (Beih. z. Bot. Cent. Bd. 14. 1903. p. 134.)

— (1908): The development of gametophytes and embryogeny of *Cunninghamia*. (Preliminary note.) (Bot. Mag. Tokyo. Vol. 22. 1908. p. 45.)

Norén, C. O. (1904): Über die Befruchtung bei *Juniperus communis*. (Vorläufige Mitteilung.) (Arkiv för Botanik. Bd. 3. 1904. No. 11. pp. 11.)

— (1907): Zur Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*. (Uppsala Universitets Arsskrift, Matematik och Naturvetenskap. 1907. 1. pp. 64.)

Pilger, R. (1903): Taxaceae. (Pflanzenreich. IV. 5. 1903.)

Robertson, A. (1904): Studies in the morphology of *Torreya californica* Torr. II. The sexual organs and fertilization. (New Phyt. Vol. 3. 1904. p. 205.)

— (1906): Some points in the morphology of *Phyllocladus alpinus* Hook. (Ann. Bot. Vol. 20. 1906. p. 259.)

Shaw, W. R. (1896): Contribution to the life-history of *Sequoia sempervirens*. (Bot. Gaz. Vol. 21. 1896. p. 332.)

Sokolowa, C. (1890): Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes. (Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1890. p. 446.)

Strasburger, E. (1879): Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879.

— (1880): Über Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. Jena 1880.

— (1884): Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.

— (1904): Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen. (Festschrift zum 70. Geb.-Tage von Ernst Haeckel. Jena 1904. p. 1.)

Thomson, R. B. (1905): The megaspore-membrane of the Gymnosperms. (University of Toronto Studies. Biol. Ser. 1905. No. 4. pp. 64.)

Explanation of Plates.

All figures, except those of Plate V. were drawn with the aid of a camera lucida. Plate V is a reproduction of photomicrographs and is reduced to $^2/_3$ of

the original size in reproduction. The photomicrographs are taken with the following oculars and objektives:

Figs. 106 a, 106 b, 107, 112—114: Zeiß Apochromat 2 mm, Comp. Oc. 4.
Figs. 108—111: Zeiß Obj. B, Comp. Oc. 4.

Plate I.

Fig. 1. Microspore mother-cell. × 1330.
Fig. 2. The same in sinapsis. × 1330.
Fig. 3. Spirem stage. × 1330.
Fig. 4. Late spirem stage just before the formation of chromosomes. × 1330.
Fig. 5. Diakinesis stage. × 1330.
Fig. 6. Multipolar spindle. × 1330.
Figs. 7—8. Equatorial plate stage of spindle. × 1330.
Fig. 9. The same viewed from pole; twelve bivalent chromosomes are seen. × 1330.
Figs. 10—11. Spindle in anaphase. × 1330.
Fig. 12. Telophase. × 1330.
Fig. 13. Daughter-nuclei formed. × 1330.
Fig. 14. Spindle of second division in metaphase. × 1330.
Figs. 15—16. The same in telophase. × 1330.
Fig. 17. Late telophase. × 1330.
Fig. 18. Four grand-daughter-nuclei formed. × 1330.
Fig. 19. Young microspores. × 1330.
Fig. 20. Microspore much more enlarged. × 1330.
Fig. 21. Mature microspore. × 660.
Figs. 22—25. Successive stages in first division of microspore. × 660.
Fig. 26. Mature pollen-grain, containing generative and tube-cells. × 660.
Fig. 27. Generative cell little after division; stalk-nucleus still attached to the body-cell. × 660.
Fig. 28. Body-cell, stalk- and tube-nuclei, which are found in young pollen-tube. × 660.
Fig. 29. Body-cell and one of two nuclei. × 660.
Fig. 30. A part of young pollen-tube with body-cell and two nuclei. × 660.
Fig. 31. Pollen-tube about half way penetrated the nucellar cap, with body-cell and two nuclei × 660.
Fig. 32. Lower part of pollen-tube which has almost completed the penetration of nucellus. × 660.
Fig. 33. A still later stage. × 660.
Fig. 34. Fully-formed body-cell with two nuclei. × 660.
Fig. 35. Two sperm-cells; a free nucleus found below them shows sign of degeneration. × 660.

Plate II.

Fig. 36. Oblique cross-section of a megaspore mother-cell, in synapsis. × 1330.
Fig. 37. Longitudinal section of megaspore mother-cell, in spirem stage. × 1330.
Fig. 38. Nucleus of megaspore mother-cell in diakinesis. × 1330.

Fig. 39. The same, in spindle of first division; equatorial-plate stage. × 1330.

Fig. 40. The same, in telophase. × 1330.

Fig. 41. Functional megaspore with two disorganizing spores above. × 660.

Fig. 42. Outline of longitudinal section of young ovule; megaspore mother-cell in metaphase of first division. Fig. 39 is sketched from the same preparation. × 50.

Fig. 43. The same at a later stage; integument is not shown. Female prothallium probably in four-nucleated stage. Tapetum is shaded. × 50.

Fig. 44. Four-nucleated stage of female gametophyte. × 660.

Fig. 45. Longitudinal section of ovule slightly older than that of fig. 43. Tapetum is shaded. April 30. × 50.

Fig. 46. Longitudinal section of central portion of young ovule, showing the arrangement of tapetum-cells around young gametophyte. × 240.

Fig. 47. A portion of young prothallium whose nuclei are in division. × 660.

Fig. 48. Longitudinal section of nucellar part of ovule, showing young gametophyte and well-developed tapetum. Tapetum is shaded. × 50.

Fig. 49. The same, in a later stage. May 17. × 50.

Fig. 50. The same, in a much later stage. Tapetum, which now consists mostly of a single layer of cells, is not shown. June 8. × 50.

Fig. 51. A part of fig. 50 highly magnified, showing a parietal layer of free nuclei, tapetum and nucellar cells. × 660.

Fig. 52. Surface view of free-nucleated prothallium as shown in fig. 51. × 660.

Fig. 53. Slightly later stage than in fig. 51; beginning of wall-formation between the nuclei. × 660.

Fig. 54. Still later stage. × 660.

Fig. 55. Surface view of the same. × 660.

Fig. 56. A part of the base of mature prothallium, showing the structure of megaspore-membrane at this stage. × 660.

Plate III.

Fig. 57. A part of growing prothallial tissue as it half way advanced toward the center of vacuole. × 160.

Fig. 58. Solid prothallial tissue just formed. × 50.

Fig. 59. Tip of the same more highly magnified. × 160.

Fig. 60. Archegonial initials. × 160.

Fig. 61. Upper part of the same more highly magnified. × 660.

Fig. 62. The same, with dividing nucleus. × 660.

Fig. 63. Young archegonium with a single primary neck-cell. × 160.

Fig. 64. Upper part of a similar archegonium, more highly magnified; neck-cell is dividing. × 660.

Fig. 65 a. A little later stage. × 160.

Fig. 65 b. Upper part of the above. × 660.

Figs. 66—68. Later stages in the development of archegonia. Fig. 68 represents an archegonium which has nearly reached to its full size. × 160.

Fig. 69. Upper part of female prothallium, showing a young archegonial complex. × 50.

Fig. 70. A same stage as above, showing a pollen-tube just reached the archegonia. × 50.

Fig. 71. Outline of longitudinal section of a similar prothallium as the preceding; position of sterile prothallial tissue is shown. × 50.

Fig. 72. Cross-section of upper part of mature prothallium; sterile prothallial tissue in the center of archegonial complex is shown. × 90.

Fig. 73—75. Abnormal neck-cells. × 270.

Fig. 76. A neck seen from above. × 270.

Fig. 77. Central cell of archegonium in division. × 160.

Figs. 78—81. Successive stages in division of central cells of archegonium. × 660.

Fig. 82. Young egg with remnants of ventral canal-nucleus above. × 160.

Plate IV.

Fig. 83. Young egg. × 160.

Figs. 84—86. Mature or nearly mature eggs. × 160.

Fig. 87. Longitudinal section of upper part of mature prothallium, showing mature eggs and sperm-cells ready for fertilization. × 50.

Fig. 88. Two sexual nuclei little before conjugation. × 270.

Fig. 89. Sexual nuclei in fusion. × 270.

Fig. 90. The same. × 660.

Fig. 91. Beginning of first spindle-formation after fertilization. × 660.

Fig. 92. Spindle fully established. × 660.

Fig. 93. Telophase of first division; an extra karyokinetic figure at the upper part of egg. × 330.

Fig. 94. Two daughter-nuclei of first division. × 660.

Fig. 95. The same at the base of archegonium; an extra nucleus near the tip. × 160.

Fig. 96. The same stage as above. × 160.

Fig. 97. Four free nuclei at the base of archegonium; only three of them are shown. × 160.

Fig. 98. Eight free nuclei at the base of archegonium; five of them are shown. × 160.

Fig. 99. A slightly later stage. Walls are formed between the nuclei and nnclei of upper tier are dividing. × 160.

Fig. 100. Division of upper tier of eight-celled proembryo. × 660.

Figs. 100—102. Proembryo after division of nuclei of upper tier. × 160.

Fig. 103. A little later stage; suspensors somewhat elongated. × 160

Fig. 104. A still later stage, with longer suspensors. × 160.

Fig. 105. Abnormal female prothallium in which two archegonial complex are present. × 50.

Plate V.

Fig. 106 a. Mature body-cell.

Fig. 106 b. Another section of the same, showing two free nuclei below

Fig. 107. Two sperm-cells.

Fig. 108. Longitudinal section of a young ovule, showing young female prothallium surrounded by several layers of tapetum cells. Several pollen-tubes are seen at the tip of nucellus.

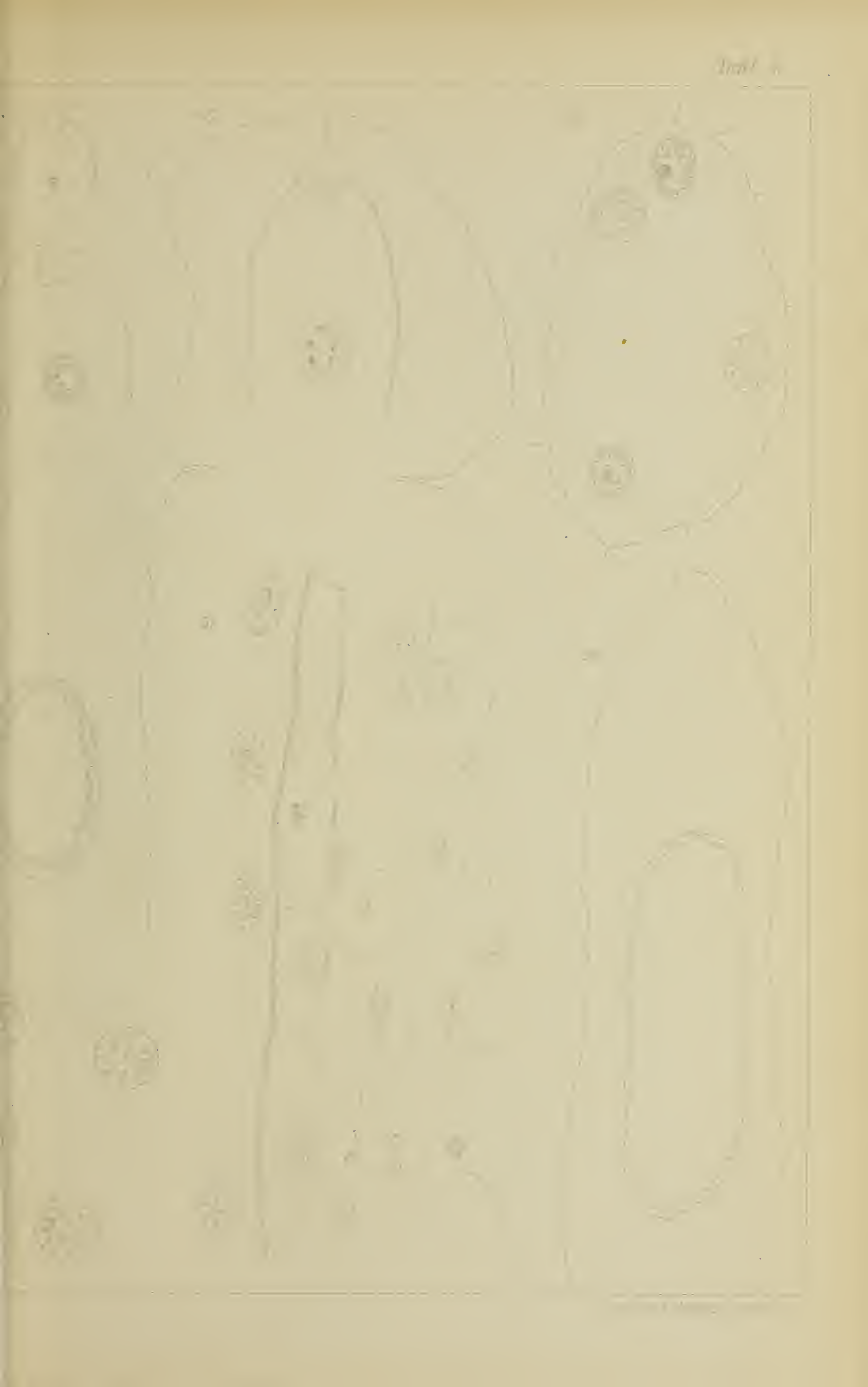






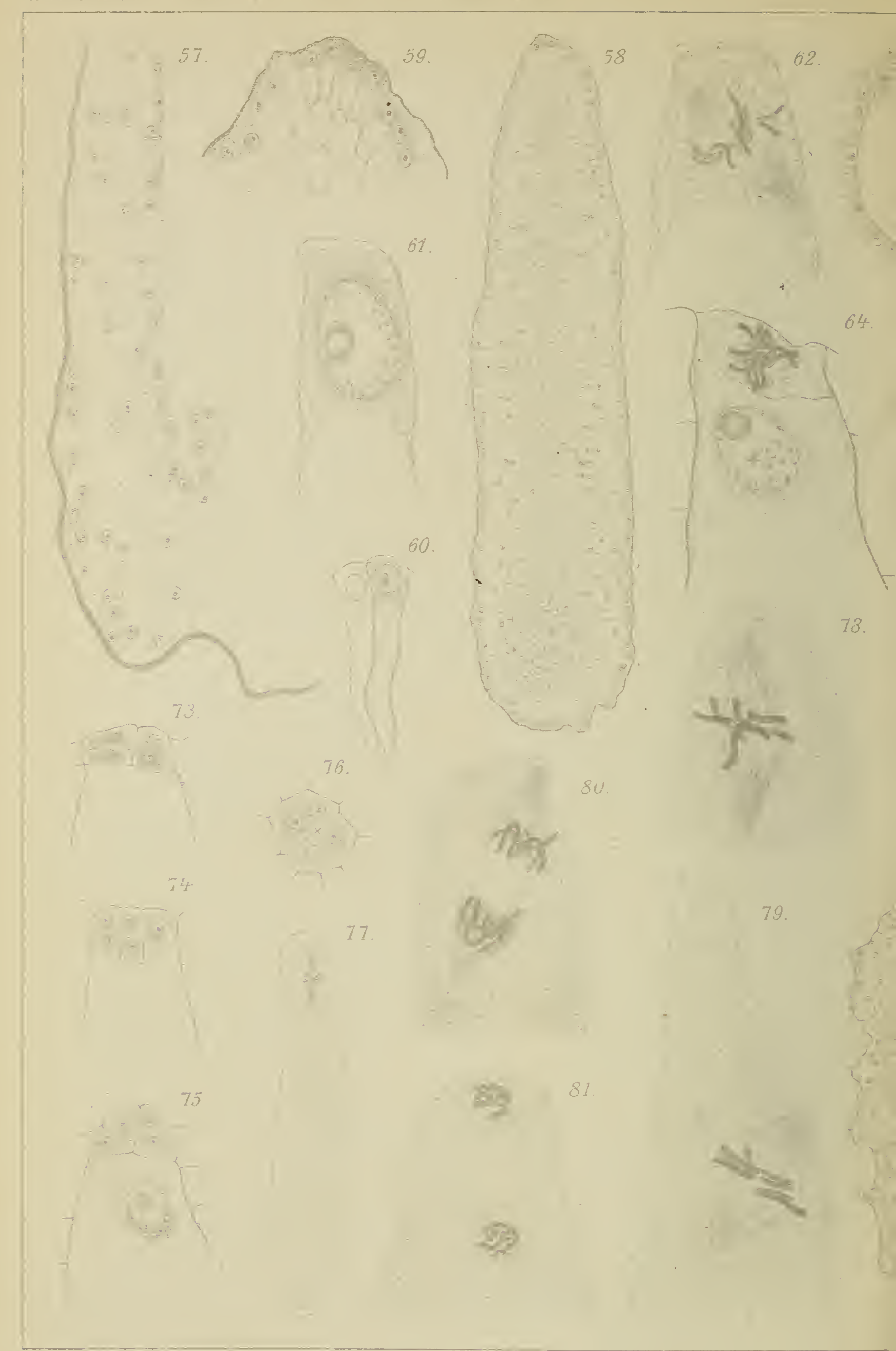












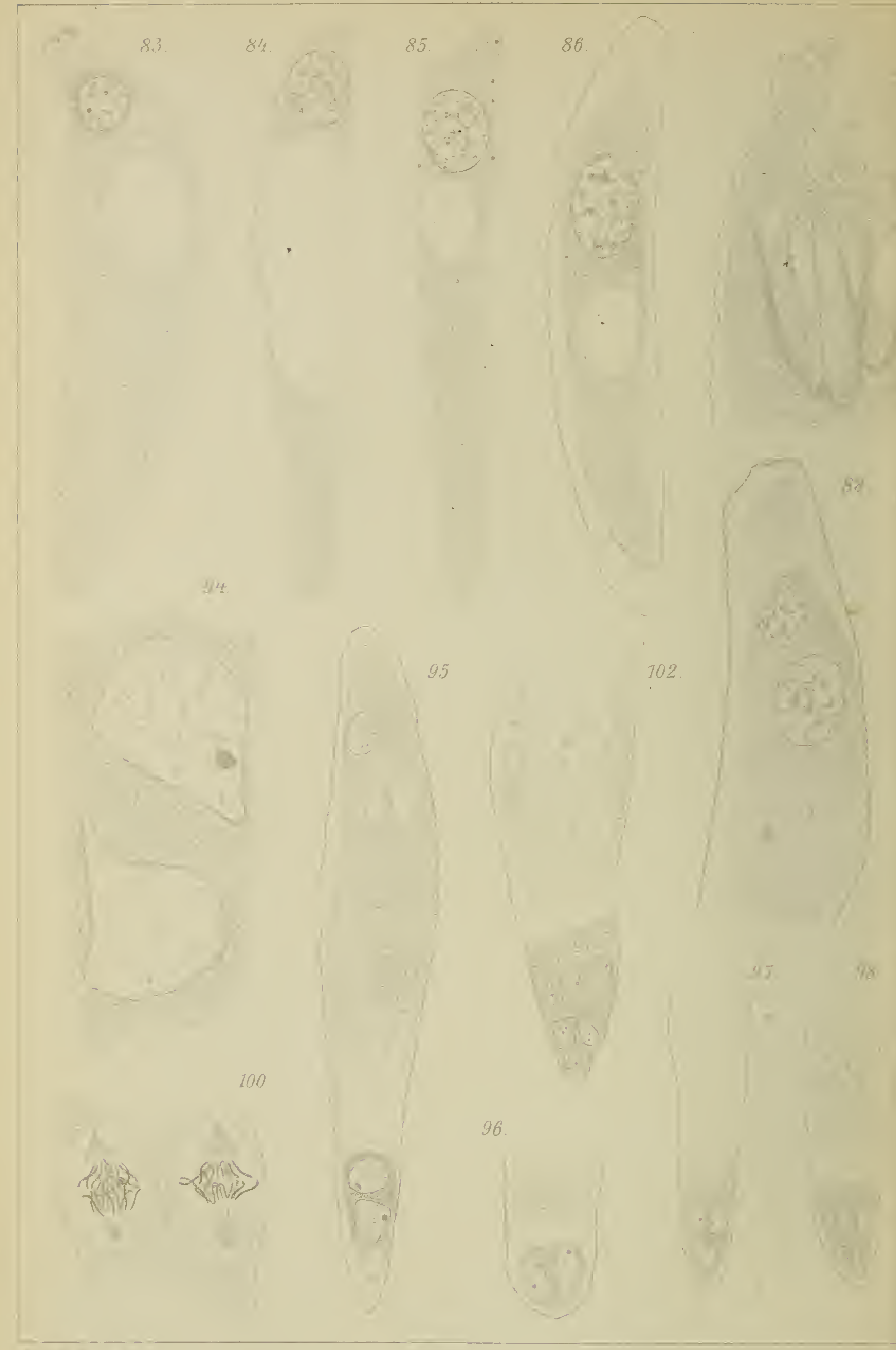
K. Miyake gez.



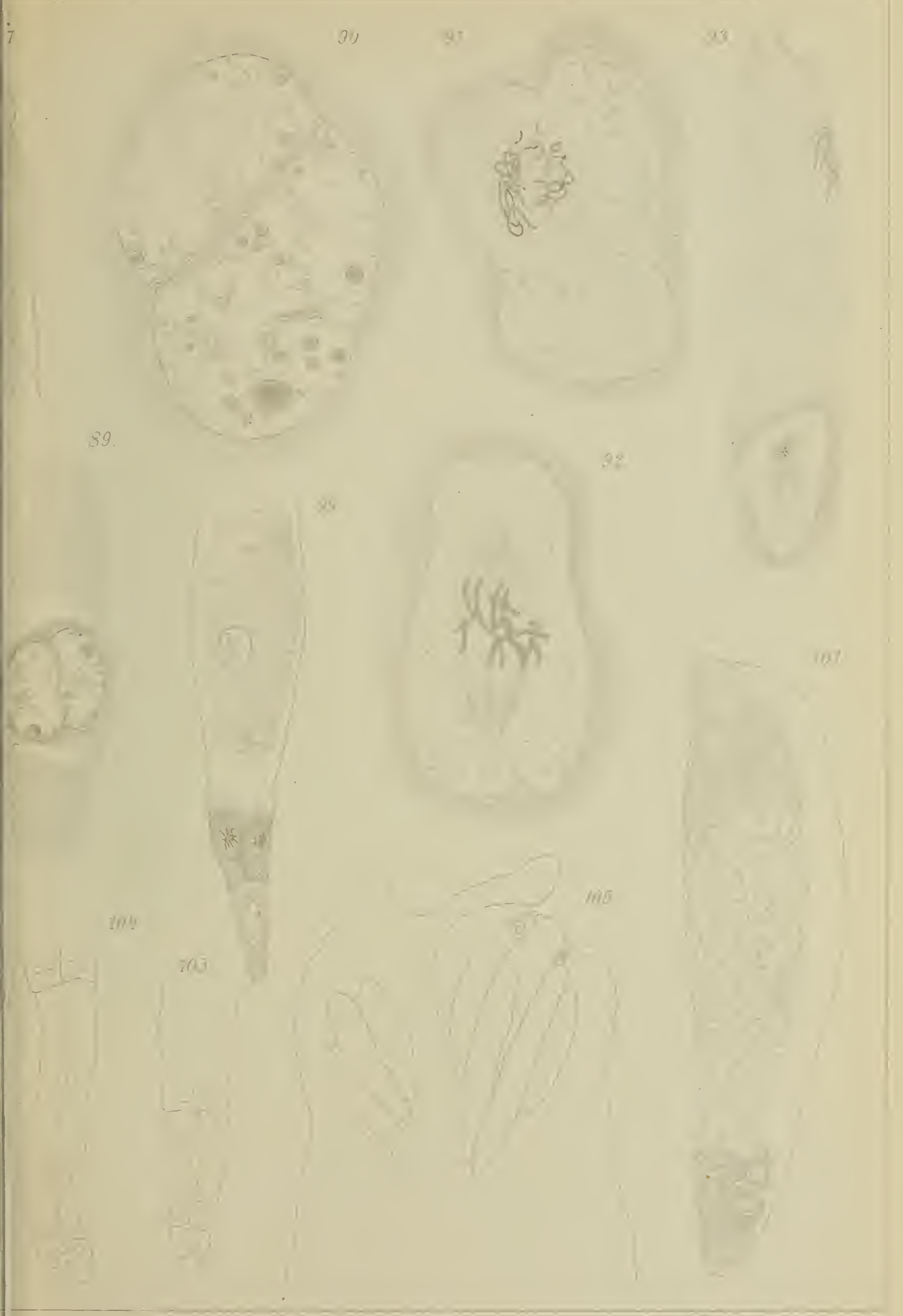
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

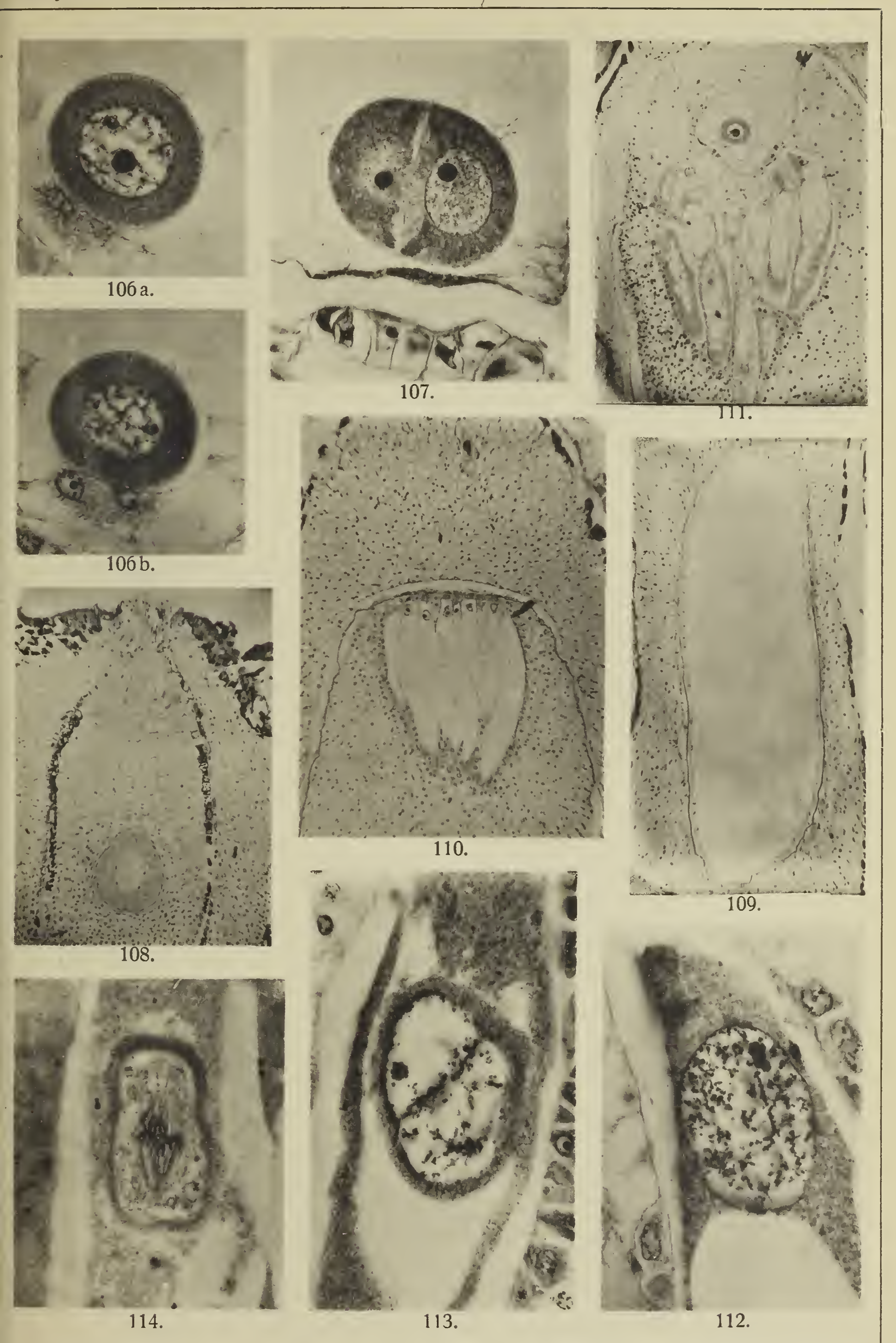






K. Miyake gez.





K. Shibata phot.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

Fig. 109. Longitudinal section of a free nucleated prothallium, shortly before wall-formation. From the same preparation as fig. 50.

Fig. 110. Longitudinal section of upper part of a female prothallium, showing young archegonial complex; archegonial chamber is not yet formed. In upper part of nucellar cap a pollen-tube with a dark body, probably the body cell, is seen.

Fig. 111. The same in a later stage; tip of a pollen-tube with body-cell is found in archegonial chamber.

Fig. 112. Upper part of a mature egg, showing the egg-nucleus and a part of the vacuole.

Fig. 113. Conjugating sexual nuclei.

Fig. 114. Spindle of first division of fertilized nucleus.

Die Entwicklung der Micro- und Macrosporangien von Salvinia natans.

Von

Arthur Kundt.

Mit Tafel VI und VII.

I. Historisches.

Die Micro- und Macrosporangien von *Salvinia natans* und ihre Entwicklung sind schon wiederholt studiert worden. Die frühesten Autoren begnügten sich im allgemeinen damit, die Sporangien im fertigen Zustand zu beschreiben. Zu der Zeit, wo z. B. Bischoff (1828) seine historisch wichtige Arbeit über *Salvinia* veröffentlichte, lag das, was wir heute unter Entwicklungsgeschichte verstehen, den Autoren gänzlich fern. Die älteste Arbeit, in welcher die Ausbildung der Sporangien und Sporen von *Salvinia* behandelt ist, stammt von Griffith aus dem Jahre 1844. Dieser Autor kommt, von unwichtigen Einzelheiten abgesehen, zu ähnlichen Ergebnissen wie Mettenius, der ungefähr zur gleichen Zeit (1845) unabhängig von ihm über denselben Gegenstand Untersuchungen anstellte. Beide Arbeiten enthalten neben guten Beobachtungen auch gute Zeichnungen. Allerdings sind die Teilungsvorgänge in den jungen Sporangien meist nicht richtig erkannt worden.[1]) Die erste moderne Arbeit rührt von Juranyi her, der die Vorgänge, die zur Bildung der Sporenmutterzellen führen, einem genauen Studium unterwarf. Seine Angaben sollen im Folgenden kurz zusammengestellt werden: Die aus den oberflächlichen Zellen der Placenta entstehenden Sporangienanlagen gliedern sich durch Querwände in mehrere zylindrische Zellen, die zusammen einen fadenförmigen Stiel bilden, und in eine kopfige Endzelle. Indem sich letztere durch eine Basalwand und drei auf dieser senkrechte Wände teilt, entsteht

[1]) Eine kurze Darstellung des Inhaltes der Arbeiten von Griffith und Mettenius findet sich bei Juranyi. p. 4—6.

die anfangs aus vier Zellen gebildete Sporangienwand. Aus der von ihr umschlossenen zentralen Zelle entwickelt sich durch Auftreten von Teilungswänden, die mit den vier ersten in Richtung, Zahl und Aufeinanderfolge übereinstimmen, die Tapete als peripherer Mantel und wiederum eine Zentralzelle, in welcher nun durch Teilungen nach allen drei Richtungen des Raumes sowohl in den Micro- als auch in den Macrosporangien 16 Sporenmutterzellen gebildet werden. Inzwischen hat sich die Tapete durch tangentiale Teilungen zu einem meist zweischichtigen Mantel entwickelt. Die Sporenmutterzellen teilen sich in je vier tetraëdrisch gelagerte Tochterzellen, welche nach der Lösung aus dem Verbande als Sporen in dem zusammengeflossenen Plasma der zerfallenen Tapetenzellen liegen. Während in dem Microsporangium alle Sporen reif werden, bildet sich im Macrosporangium nur eine aus, die sich bald durch bedeutende Größe und zentrale Lage von den übrigen unterscheidet. Die auffallend mächtig gewordene Tapetenschicht umgibt als continuierliche Hülle die innere Zellmasse. Nun erst erfolgt im Macrosporangium der von außen nach innen fortschreitende Zerfall der Tapetenschicht. Auch die sich nicht weiter entwickelnden Sporen werden aufgelöst, so daß eine Macrospore als einzige Zelle übrig bleibt. Schließlich schildert Juranyi die Bildung des schaumigen „Exosporiums" (Epispors) in ihren Einzelheiten.

Die Tatsache, daß nach Juranyi auch in den weiblichen Sporangien 16 Sporenmutterzellen gebildet werden sollen, ferner die auffallende Unwahrscheinlichkeit einzelner Bilder und der Mangel irgend einer Zeichnung, in der man die im Hüllplasma schwimmenden Tapetenkerne sehen könnte, erweckten in Heinricher ein gewisses Mißtrauen gegen die Richtigkeit der Juranyi'schen Beobachtungen, das ihn veranlaßte, die Entwicklung besonders der Macrosporangien von der Bildung der Sporenmutterzellen ab von neuem eingehend zu studieren (1882). Er fand denn auch sehr bald, daß im Macrosporangium nur 8 Sporenmutterzellen entstehen, während im Microsporangium stets 16 vorhanden sind. Die Tapetenzellen bilden nach ihm meistens eine Schicht und lösen sich in beiden Sporangien gleichzeitig auf, nämlich kurz vor der Tetradenbildung. Besonders eingehend behandelt Heinricher einzelne Fragen, die für die spätere Ausbildung der Sporangien von Wichtigkeit sind, wie z. B. die Hofbildung um die Macrospore, das Schicksal der Tapetenkerne im Periplasma und die Bildung des Epispors aus dem Periplasma. Über den letzten Punkt besitzen wir nähere Angaben von Strasburger[1]), der besonders auf die Übereinstimmung von *Salvinia* mit *Azolla* hinweist (1873). Da Strasburgers Untersuchungsergebnisse in seinem großen botanischen Praktikum von ihm selbst besprochen sind, kann hier auf seine Angaben verwiesen werden (1897). In der letzten Zeit ist über die Micro- und Macrosporangienentwicklung von *Salvinia* keine Abhandlung erschienen. Wenn ich es unternommen habe, die Sporangienentwicklung noch einmal

[1]) Bei Strasburger sind auch die Arbeiten von Arcangeli und Prantl zitiert.

zu studieren, so wird dies einerseits dadurch gerechtfertigt, daß immer noch Lücken in den Beobachtungen vorhanden sind, andererseits aber war eine Bearbeitung des Themas unter Anwendung der Mikrotom- und Färbetechnik erwünscht, weil man dadurch eine Aufklärung der bisher nur wenig berücksichtigten Kernverhältnisse erwarten konnte.

II. Behandlung des Materials.

Das verwendete Material wurde mir, zum Teil schon im fixierten Zustande, von Herrn Dr. P. Claußen freundlichst zur Verfügung gestellt. Die meist mit Juelscher Flüssigkeit (die Lösung besteht aus 20 gr Zinkchlorid, 20 ccm Eisessig und 960 ccm 50prozentigem Alkohol) oder Alkohol, seltener mit Chromessigsäure (1 % Essigsäure, 1 % Chromsäure, 98 % Wasser) fixierten Objekte wurden in üblicher Weise allmählich durch die Alkohol- und Xylolstufen in Paraffin übergeführt. Hierbei mußten die älteren Macrosporangien getrennt behandelt werden, da die dicke Macrosporenmembran sich als sehr schwer durchlässig erwies und beim Schneiden anfangs immer ausriß. Während die Microsporangien und die jungen Macrosporangien im allgemeinen schon in 8 bis 14 Tagen durchtränkt waren, mußten die alten Macrosporangien-Sori 5—6 Monate im flüssigen Paraffin liegen. Die 10 μ dicken Microtomschnitte wurden ausschließlich nach Heidenhain mit Hämatoxylin-Eisenalaun gefärbt, und zwar 3 Minuten gebeizt, 2 ½ Minute gefärbt und ¾ bis 1¼ Minute, je nach dem Stadium, differenziert, dann ausgewaschen, mit Alkohol absolutus entwässert, etwa ½ Minute mit Eosin-Nelkenöl gegengefärbt und nach Behandlung mit Xylol in Kanadabalsam eingeschlossen. Auf diese Weise ergab sich eine gute Kern- und Plasmafärbung. Dies gilt besonders für Präparate nach Fixierung mit Juelscher Flüssigkeit, bei der die Kerne sich schön stahlblau bis blauschwarz färbten und alle Einzelheiten ihrer Struktur deutlich erkennen ließen, während dagegen Chromessigsäurematerial immer blaß erschien. Nach der Färbung ließen sich stets 3 Typen von Kernen unterscheiden: nämlich die nur schwer differenzierbaren Stiel- und Sporangiumwandkerne, ferner die chromatinreichen Tapetenkerne und endlich die sporogenen Kerne, die sehr schnell differenzierbar waren. Daher konnte in den Bildern nur meist ein Kerntypus wirklich gut differenziert sein.

III. Beschreibender Teil.

Die jungen Microsporangien unterscheiden sich von den jungen Macrosporangien schon äußerlich durch einige Merkmale, die dem ganzen Sorus sein Gepräge geben. Abgesehen vom Unterschied in Größe und Anzahl der Sporangien, erkennt man den Microsorus

stets daran, daß die Sporangienstiele mehr oder weniger stark verzweigt sind, während die Stiele der Macrosporangien unverzweigt der Placenta ansitzen.

Die Verzweigung der Microsporangienstiele läßt sich, wenn sie auch auf den ersten Blick recht kompliziert erscheint, stets auf folgenden einfachen Modus zurückführen (Fig. 1, *a* bis *d*): Irgend eine Zelle des Sporangiumstiels wölbt einen Teil der Außenwand vor; dadurch werden die anfangs parallelen Querwände 1 und 2 verschoben, so daß sie einen gewissen spitzen Winkel miteinander bilden. Die auswachsende Zelle erscheint daher zwischen den benachbarten Stielzellen wie eingekeilt. Gleichzeitig wird der Teil des Stieles zwischen der auswachsenden Zelle und der Endzelle aus seiner ursprünglichen Richtung heraus abgelenkt. An die Wand 2 setzt sich nun unter spitzem Winkel die Wand 3 an, die mit 1 annähernd parallel läuft und an ihrer Ansatzstelle die Wand 2 knickt. In der blasenförmigen Vorwölbung hat sich inzwischen reichlich Plasma angesammelt. An der konvexen Seite wölbt sie sich immer stärker und nimmt schließlich die Form eines Sporangiumköpfchens an. Die Wand 4 trennt endlich das Köpfchen vom Stiel und macht es zu einer selbständigen Zelle. Die nun noch folgenden Teilungen vollziehen die Differenzierung der Endzelle in Stiel und Sporangium.

Jede beliebige Stielzelle scheint die Fähigkeit zu haben, zu einem Sporangium auszuwachsen; denn die jungen Sporangienanlagen finden sich an beliebigen Stellen der Stiele, sowohl unmittelbar unter der köpfchenförmigen Endzelle als auch in der Mitte des Stiels. Eine besondere Gesetzmäßigkeit scheint nicht zu bestehen.

Hat der Stiel durch das Auftreten von Querwänden und durch Streckung seiner Zellen die definitive Länge erreicht, so beschränken sich die Veränderungen jetzt im wesentlichen auf die köpfchenförmige Endzelle. Diese dehnt sich zunächst stark aus und erhält dadurch eine nahezu kuglige Gestalt. In der Mitte der Zelle liegt der große Zellkern mit großem, zentralem Nucleolus. Das Chromatin ist in Gestalt kleiner Körnchen im Kern verteilt. Der Kern liegt im dichten Plasma eingebettet, das die Zelle fast ganz erfüllt und nur kleine Vakuolen enthält. In den Stielzellen ist das Plasma nur als zarter, wandständiger Schlauch entwickelt; die Kerne sind kleiner, liegen meist einer Querwand der Zelle an und sind mit dem Plasma der übrigen Zellwände durch zarte, sich schwach verästelnde Plasmafäden verbunden. Kurz vor der ersten Teilung der Endzelle sieht man den Kern der ersten Querwand genähert (Fig. 6).

Die erste in der Endzelle auftretende Teilungswand verläuft parallel zur letzten Querwand und teilt die Sporangiumzelle in einen basalen, scheibenförmigen Teil und in eine größere obere, halbkugelförmige Zelle. Die Basalzelle bleibt ungeteilt, oder sie bildet später eine in die Längsrichtung des Stieles fallende Wand (Fig. 2, *a*, *b*).

Für die weiteren Teilungen lassen sich zwei verschiedene Teilungsmodi unterscheiden. Nach dem ersten Modus bildet sich zuerst eine auf der Basalwand senkrechte Scheidewand, die stets

so gestellt ist, daß sie etwas mehr als ein Drittel von der Peripherie der basalen Wand abschneidet (Fig. 2, *c 1* und *c 2*); es werden also zwei ungleich große Zellen gebildet, von denen die größere die Teilung fortsetzt. Die nächste Wand, welche ebenfalls auf der Basalwand senkrecht steht, setzt ihrer ganzen Länge nach an der eben gebildeten an und schneidet ungefähr das zweite Drittel der Peripherie der Basalwand ab. Die vierte Wand lehnt sich mit den seitlichen Rändern an Teilwand 2 bezw. 3 an. Der Verlauf dieser drei Teilungswände ist am besten aus dem Querschnitt zu entnehmen (Fig. 2, *c 2*). Man sieht leicht, daß alle drei Wände nach außen etwas vorgewölbt sind, daß sie sich annähernd unter gleichen Winkeln schneiden und daß sie im Querschnitt verschieden lang sind, 2 länger als 3 und 4, 3 länger als 4.

Im Längsschnitt werden natürlich auf einmal nur zwei von den drei Teilungswänden getroffen (z. B. 2 und 3, s. Fig.). Damit ist der zentrale Teil noch nicht vollständig abgegrenzt: es ist dazu noch eine fünfte Wand nötig, welche die Zentralzelle in der Querrichtung teilt (Fig. 2, *c 1* und Fig. 7). Es wird also bei diesem Teilungsmodus die Zentralzelle durch fünf Wände gebildet: die Basalwand, drei auf ihr senkrecht stehende Wände und die mit der Basalwand parallele Deckelwand. Die periphere Hülle, die Sporangiumwand in ihrem einfachsten Zustande, setzt sich demnach aus fünf Zellen zusammen. Die Zentralzelle hat annähernd die Gestalt eines dreiseitigen Pyramidenstumpfes, dessen Grundflächen die Basal- und die Deckelwand bilden. Sie erscheint im Längsschnitt ungefähr als Trapez, im Querschnitt als gleichseitiges Dreieck.

Nach dem zweiten Teilungsmodus sind außer der Basalwand nur zwei Wände nötig. Die erste stimmt in Lage und Eigenschaften völlig mit Wand 2 des ersten Modus überein, nur steht sie oft nicht ganz senkrecht auf der Basalwand (Fig. 3, *b*). Dadurch wird offenbar der Ansatz der folgenden Wand erleichtert, deren Verlauf durch Kombination der Fig. 3, *a 1* und *a 2* leicht ersichtlich ist. Der Querschnitt zeigt, daß sie nach außen ziemlich stark konvex gekrümmt ist und an zwei Stellen auf Wand 2 trifft. Aus dem Längsschnitt geht ferner hervor, daß sie mit ihrem oberen Rande an die Sporangiumwand nicht ansetzt. Sie ist demnach in ihrem ganzen Verlaufe parallel zur Sporangiumwand und lehnt sich mit ihrem Rande an Wand 2 an, ihr unterer Rand ausgenommen, der auf der Basalwand ruht. Man könnte ihre Form mit der eines Souffleurkastens vergleichen (Fig. 8).

Damit ist die Zentralzelle gebildet. Während nach dem ersten Teilungsmodus fünf Wände erforderlich waren, genügen hier schon drei: die kappenförmige Wand 3 ersetzt hier die drei letzten Teilungswände des ersten Modus. Die Sporangiumwand besteht jetzt aus drei Zellen, und die Zentralzelle wird nur von drei Wänden begrenzt. Sie erscheint im medianen Längsschnitt als Viertelkreisfläche, im Querschnitt als Bikonvexlinse.

Die weitere Entwicklung der Sporangiumwand geht in der Weise vor sich, daß sich in den ersten Wandzellen senkrecht zur

Oberfläche stehende Scheidewände bilden. Tangentiale Teilungen finden nicht statt; die Wand bleibt also immer einschichtig.

Wichtig sind die ersten Teilwände der Sporangiumwand, weil sie die Gestalt der Zentralzelle durch Knickung ihrer Wandungen ändern. Auf diese Weise erhält z. B. die nach dem zweiten Modus gebildete Zentralzelle durch die in Fig. 3, *d 1* mit *w* bezeichnete Wand annähernd die Form, welche die Zentralzelle nach dem ersten Modus besitzt. So verschieden also auch die beiden Teilungsmodi sind, so ergibt sich schließlich doch eine Zentralzelle von ungefähr gleicher Gestalt. Allerdings muß ich bemerken, daß man noch ziemlich lange, oft noch nach den ersten Teilungen im Archespor, zu entscheiden imstande ist, welcher Modus bei der Wandbildung vorlag. Besonders leicht ist dies im Querschnitt, weil die Bikonvexlinsenform selbst nach starken Knickungen sich schwerlich mit der dreieckigen Figur des ersten Modus verwechseln läßt.

Unmittelbar nach der Bildung der Basalwand findet Streckung und Vergrößerung des kopfartigen Sporangiums statt, die auch während der Ausbildung der anderen Teilungswände fortdauert. Jedesmal vermehrt die sich teilende Mutterzelle vor der Teilung ihr Plasma, während sich der Kern stark vergrößert. Der Plasmareichtum der nicht mehr teilungsfähigen Zellen nimmt ab. Kurz nach ihrer Entstehung vergrößert sich die Zentralzelle; ihr plasmatischer Inhalt vermehrt sich stark, bis schließlich dichtes körniges Plasma die ganze Zelle erfüllt. Mitten darin befindet sich der ebenfalls größer gewordene Kern mit sehr großem Nucleolus. Die Wandzellen verlieren einen guten Teil ihres plasmatischen Inhalts, es treten größere Vakuolen auf, und später ist nur noch wandständiges Protoplasma vorhanden. Der Kern liegt meist einer Zellwand an und ist mit dem Plasma der übrigen Wandteile durch zarte Fäden verbunden.

Durch die nun in der Zentralzelle eintretenden Teilungen findet die Sonderung in einen peripheren Mantel, die Tapetenschicht, und in eine zentrale Zelle, das Archespor, statt. Entsprechend den beiden Teilungsmodi bei der Wandbildung sind auch bei der Tapetenbildung zwei verschiedene Wege zu unterscheiden. Handelt es sich um die zweite Art der Wandbildung (Fig. 3 *c*, *d 1*, *d 2*), so entsteht das Archespor dadurch, daß ungefähr parallel zu den Teilungswänden, durch welche die primären Wandzellen gebildet wurden, und in derselben Reihenfolge Wände auftreten, so daß also das Archespor dieselbe Form wie die Zentralzelle hat. Im Querschnitt erhält man das Bild zweier ineinander geschachtelter Bikonvexlinsen (Fig. 3, *d 2*).

Liegt jedoch der erste Teilungsmodus vor (Fig. 2 *d*, *e 1*, *e 2*), so weicht die Tapetenbildung von der Wandbildung insofern ab, als dann nur vier Wände auftreten. Eine der Basalwand entsprechende Teilungswand wird nicht gebildet. Wesentlich anders erscheint nur Wand I (Fig. 2 *d*, *e 2*). Mit ihren vier Rändern setzt sie an die Teilungswände 3, 4 und 5 an. Sie ersetzt also gewissermaßen zwei Wände, die den Teilungswänden 1 und 2 entsprechen würden. Die drei anderen Wände stimmen in Richtung

und Aufeinanderfolge mit den entsprechenden ersten Teilungswänden 3, 4 und 5 vollkommen überein. Nach dem Gesagten hat das Archespor eine etwas andere Gestalt als die Zentralzelle. Doch wird dieser Unterschied später durch die in der Tapetenschicht auftretenden Wände bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen. Im Querschnitt zeigt das Archespor die Gestalt eines Dreiecks, dessen Seiten mit denen des von der Zentralzelle herrührenden Dreiecks parallel verlaufen (Fig. 2, *e 2*). Im Längsschnitt erscheint es als ungleichseitiges Dreieck (Fig. 2, *e 1*).

Somit besteht das junge Sporangium in diesem Entwicklungsstadium aus drei wesentlichen Teilen: aus einer noch wenigzelligen Wand, einer aus vier Zellen gebildeten Tapetenschicht und dem Archespor. Die Tapetenzellen unterscheiden sich von den Wandzellen vorläufig nur durch ihren reicheren Plasmagehalt (Fig. 9). Später kommen noch andere Unterschiede hinzu. Doch ehe ich die Weiterentwicklung der das Archespor umhüllenden Teile verfolge, möchte ich die Veränderungen des Archespors selbst schildern.

Noch bevor sich im Archespor die ersteu Teilungen bemerkbar machen, verändert diese Zelle etwas ihre Gestalt, indem während ihres Wachstums in der Tapetenschicht antikline Wände auftreten, welche die Wandungen des Archespors schwach knicken, so daß man einen polygonalen Archespor-Querschnitt erhält. Stets fällt die Archesporzelle auf durch ihren starken Plasmagehalt und den großen zentralen Kern. Sie gleicht also auch hierin der Zentralzelle (Fig. 9). Durch die nun folgenden Teilungen wird das Archespor in Stücke zerlegt, welche schließlich die Sporenmutterzellen darstellen. Die auftretenden Wände teilen die Mutterzelle jedesmal in zwei gleich große Tochterzellen; hierin unterscheiden sich also diese Teilungen von den vorhergehenden.

Die erste Teilung in der Archesporzelle kommt dadurch zustande, daß annähernd senkrecht zur Basalwand eine Scheidewand auftritt (Fig. 4 *a 1*, *a 2*). Es kann sich aber auch statt dieser zuerst eine mit der Basalwand parallele Teilungswand bilden, wie es Fig. 2 *e 2* darstellt.

Im ersten Falle bildet sich in beiden Tochterzellen zugleich eine zur Teilungsebene der ersten Wand senkrechte und zur Basalwand parallele Scheidewand aus. Es besteht das Archespor jetzt aus vier gleich großen Zellen, deren ebene Begrenzungswände in zwei aufeinander senkrechten Ebenen liegen. Im Längsschnitt sieht man günstigen Falls alle vier Zellen (Fig. 10), im Querschnitt nur zwei, da die Wände 2 nicht sichtbar sind (Fig. 4, *a 2*).

Im zweiten Falle bildet sich jetzt erst in jeder Tochterzelle die zu Wand 1 und zur Basalwand senkrechte Teilungswand 2. Im Längs- und Querschnitt erhält man natürlich dieselben Bilder wie im ersten Falle (Fig. 4 *b*).

Kompliziert werden diese Teilungsvorgänge dadurch, daß die Wände 2 manchmal nicht in einer Ebene liegen, sondern in zwei aufeinander senkrechten Ebenen. Dann erhält man ein Bild wie in Fig. 4*c*. Die eine Wand 2 fällt in die Zeichenebene; ihre Existenz beweisen die zwei nicht in einer Ebene liegenden Kerne.

Alle vier Quadrantenzellen teilen sich gleichzeitig, indem in jeder eine Wand auftritt, die sowohl auf 1 als auch auf 2 senkrecht steht. Die Oktanten-Wände sind im Längsschnitt nur dann sichtbar, wenn im ersten Fall Wand 1, im zweiten Wand 2 nicht getroffen ist; sonst fallen sie in die Zeichenebene. Auf dem Querschnitt sieht man vier kreuzweise angeordnete Zellen (Fig. 4, *d 1, d 2*). Dadurch, daß die Ansatzlinien der sich gleichzeitig bildenden Wände 3 nicht genau aufeinanderfallen, erfahren die schon vorhandenen Scheidewände eine doppelte Knickung und stellen sich daher im Längs- und Querschnitt als doppelt gebrochene Linie dar (Fig. 4, *d 1, d 2* und Fig. 11).

Wenn (wie in Fig. 4, *c*) die beiden mit *2* bezeichneten Quadrantenwände senkrecht aufeinanderstehen, so liegen nur immer je zwei Oktantenwände in einer Ebene; die beiden Teilungsebenen stehen dann aufeinander senkrecht.

Auf die eben geschilderte Weise wird das Archespor in acht Zellen zerlegt. Welcher Modus der Teilung auch vorliegt, immer werden im medianen Längs- oder Querschnitt vier Zellen getroffen. Bis zu dieser Stufe, dem Oktantenstadium, ist die Entwicklung der Micro- und Macrosporangien die gleiche. Von jetzt ab treten wesentliche Verschiedenheiten auf, die es notwendig machen, die Weiterentwicklung beider Sporangiumarten gesondert zu betrachten.

Während im Macrosporangium die Oktantenzellen bereits die Sporenmutterzellen darstellen, ist im Microsporangium zu ihrer Bildung noch ein Teilungsschritt erforderlich. In allen acht Zellen entsteht nämlich zu gleicher Zeit je eine Teilungswand, deren Lage verschieden sein kann (Fig. 4, *e, f 1, f 2*). Daß die acht Wände gleichzeitig entstehen, kann mit Sicherheit aus der Tatsache geschlossen werden, daß die acht Kerne im gleichen Teilungsstadium waren (Fig. 12).

Vielleicht könnte man einwenden, diese Zellen seien noch keine Sporenmutterzellen gewesen. Dagegen ist zu bemerken, daß in manchen Fällen die Sporenmutterzellnatur der fraglichen Zellen durch Beobachtung von Synapsisstadien sichergestellt werden konnte.

Während sich diese Vorgänge im Archespor abspielen, treten in der Tapetenschicht Kernteilungen auf (Fig. 11), welche die Bildung von Wänden senkrecht zur Oberfläche des Archespors im Gefolge haben. Niemals sah ich tangentiale Wände entstehen, durch welche die Tapetenschicht hätte mehrschichtig werden müssen. Nach meinen Beobachtungen bleibt sie immer einschichtig. Oft teilen sich jedoch die Kerne in den Tapetenzellen, ohne daß eine Wandbildung erfolgt. Man sieht schon während der letzten Teilungen im Archespor meist zwei Kerne in den Tapetenzellen liegen (Fig. 5). Diese Mehrkernigkeit unterscheidet die Tapetenzellen in charakteristischer Weise von allen anderen Zellen des Sporangiums. Nicht immer sind zwei Kerne vorhanden; dann sind aber mehrere Nucleolen ausgebildet. Es ist eine allgemeine Erscheinung, daß Zellen mit sekretorischer Funktion sehr große oder auch mehrere Zellkerne enthalten. Übrigens ist die Erscheinung der Mehrkernigkeit der

Tapetenzellen häufig: auch bei vielen Phanerogamen hat man sie beobachtet.

Inzwischen haben sich die Stielzellen der jungen Macrosporangien durch Längswände geteilt, wodurch der ursprünglich aus einer einfachen Zellreihe bestehende Stiel in einen 4-zellreihigen säulenförmigen Körper verwandelt wird. Bei den Microsporangien fallen diese Teilungen fort; ihr Stiel besteht immer aus einer einfachen Zellreihe.

Noch ehe die Sporenmutterzellen sich teilen, sieht man, daß die Tapetenzellen ihre Wände auflösen. Die Membranen verschwinden, und der gesamte plasmatische Inhalt der Zellen fließt zu einer körnigen Masse zusammen, die sich eng an den Sporenmutterzellkomplex anlegt und mit der Sporangiumwand durch Plasmastränge verbunden bleibt (Fig. 13). Auf der Sporangienwandung liegt ein zarter Plasmabeleg. Die Tapetenzellkerne sind auf einer Kugeloberfläche angeordnet und liegen an der Einmündungsstelle der Plasmastränge in die dichte Plasmamasse. Sie besitzen einen mittelgroßen Nucleolus und reichlich Chromatin (Fig. 13). Schon vor dem Verschwinden der Tapetenzellmembranen hat sich der Komplex der Sporenmutterzellen in toto aus dem Verbande mit der Tapetenschicht gelöst. Er schwimmt jetzt, vom Hüllplasma umgeben, in der Mitte der Sporangiumkugel.

Nun erst beginnt die Reduktionsteilung, deren Verlauf in den Figuren 15—23 dargestellt ist. In den Macro- und Microsporangien vollziehen sich die Vorgänge in gleicher Weise: in beiden trennen sich die Sporenmutterzellen erst nach oder während des Synapsisstadiums und zwar durch Verschleimen der mittleren Membranlamellen. Nachdem sich zunächst zwischen den einzelnen Sporenmutterzellen mit Schleim erfüllte Räume gebildet haben (Fig. 13), quellen allmählich alle Wände auf und bewirken so die Lösung des Zellverbandes. Die freigewordenen Zellen runden sich an den Kanten etwas ab, zeigen aber durchaus keine genaue Kugelgestalt. Nicht alle Sporenmutterzellen eines Sporangiums befinden sich auf gleicher Teilungsstufe. Oft zeigen einige die Spindelfigur der heterotypischen Teilung, während andere schon in der homöotypischen Teilung begriffen sind.

Meist ist auch die Entwicklungsstufe der Sporangien in einem Sorus sehr verschieden. In manchen Sporangien beginnen die Sporenmutterzellen gerade die Teilung, in anderen sieht man bereits die Tetraden im Plasma der aufgelösten Tapetenzellen schwimmen, während noch andere schon isolierte junge Sporen enthalten. Bis zur Reduktionsteilung jedoch geht die Entwicklung der Sporangien in einem Sorus annähernd im gleichen Schritt vorwärts.

Das der heterotypischen Teilung eigentümliche Stadium, die Synapsis, stellen die Figuren 16 und 17 dar. Der Kerninhalt mit Ausnahme des Nucleolus hat sich in Form eines unregelmäßig geknäuelten Bandes nach einer Seite hin zusammengezogen (Fig. 16). Der Knäuel wird schließlich so dicht, daß man eine Struktur nur an der Oberfläche erkennt. Der Nucleolus ist noch vorhanden und viel schwächer gefärbt als der zusammengezogene Inhalt (Fig. 17).

Die Reduktionsspindel hat eine charakteristische Gestalt insofern, als sie an den beiden Polen wie abgeschnitten erscheint und daher einer Tonne gleicht (Fig. 18*b*). An die zu einer Äquatorialplatte angeordneten Doppelchromosomen sieht man deutliche Zugfasern ansetzen, durch welche sie an die Pole gezogen werden. Die Bildung der Tochterkerne vollzieht sich wie bei einer gewöhnlichen Kernteilung (Fig. 19—22). Sie haben einen kleinen Nucleolus und ein deutliches Chromatinnetz. Die Teilungswand ist als zarte Membran sichtbar. Unmittelbar nach ihrer Bildung treten die Tochterkerne in die homöotypische Teilung ein. Wie Figur 23, *a* und *b* zeigt, liegen die zu gleicher Zeit auftretenden Spindeln in zwei zueinander senkrechten Ebenen. Die sich nun bildenden Tetradenkerne sieht man schließlich an der Wand der Sporenmutterzellen in gleicher Entfernung voneinander liegen (Fig. 24 u. 25). Zunächst sind Teilungswände noch nicht zu sehen; erst wenn die feinen Plasmafäden, welche die Tetradenkerne verbinden, allmählich verschwinden, werden sie als zarte Membranen sichtbar.

In diesem Zustande schwimmen die Tetraden im Periplasma. Anfangs liegen sie alle nahe beieinander, ohne daß sie durch zwischenliegende Protoplasmamassen getrennt sind. Später entfernen sie sich mehr oder weniger und sind dann stets von einem hellen Hofe umgeben, der offenbar von der verschleimten Muttterzellmembran herrührt. Manchmal liegen sie so dicht beieinander, daß die einzelnen Höfe zu einem gemeinsamen verschmelzen.

Die Tetrade bleibt zunächst als solche erhalten. Die Sporenzellen trennen sich erst, wenn sie ihre endgültige Form angenommen haben. Sie vermehren ihren Inhalt und wölben ihre Außenwände halbkugelförmig vor; sie nehmen dadurch an Größe bedeutend zu (Fig. 26). Gleichzeitig fangen ihre Kerne an sich zu vergrößern, und die Wände, die ursprünglich sehr zart waren, verdicken sich merklich. Hat die Tetrade ihre volle Ausbildung erlangt, so zerfällt sie in die einzelnen Sporen, wie aus den Figuren 26—28 ersichtlich. In dem in Figur 27 dargestellten Stadium beginnt bereits der Zerfall. Man sieht, wie die einzelnen Sporenzellen auseinandertreten, indem die äußeren Schichten ihrer Wände anfangen zu verschleimen. Schließlich liegen sie nebeneinander im Hüllplasma, das sie nur an den Außenwänden umgibt. In Figur 28 haben die Sporen bereits ziemlich dicke Membranen erhalten. Der Punkt, in welchem die drei Tetraëderleisten unter Winkeln von ca. 100° zusammenstoßen, ist deutlich zu erkennen. Der plasmatische Inhalt ist in den Präparaten meist kontrahiert und liegt der gewölbten Außenwand dicht an. Der ziemlich große Kern ist immer der gewölbten Außenwand genähert. Entweder liegt er direkt an derselben oder doch nur in geringer Entfernung von ihr. Er besitzt einen nicht gerade großen Nucleolus und ein unregelmäßig gestaltetes Chromatinnetz, dessen Maschen in den Ecken verdickt sind. Die Sporen liegen anfangs in Gruppen zu je vier beieinander und lassen dadurch ihre Zusammengehörigkeit noch deutlich erkennen. Später verliert sich diese Regelmäßigkeit; man sieht sie dann in ziemlich regelloser Weise an den verschiedensten Stellen im

Sporangium, immer ganz von Protoplasma umgeben (Fig. 29 u. 30). Zwischen den Sporen erkennt man jetzt an beliebigen Stellen die früher nur peripher gelagerten Kerne der aufgelösten Tapetenzellen. Im Plasma selbst werden kleinere oder auch größere Vakuolen sichtbar; überhaupt verliert es nach und nach die dichte Struktur, die es anfänglich besaß.

Bis zu dieser Entwicklungsstufe sind die Vorgänge in den Micro- und Macrosporangien genau die gleichen. In beiden findet der Zerfall der Tetraden in Sporen in derselben Weise statt. Auch die äußere Gestalt und Größe der Sporen stimmen überein (Fig. 29 u. 30). Natürlich ist die Zahl der Sporen in den Microsporangien doppelt so groß (64) als in den Macrosporangien. Aber die Zahl der Sporen ist als sicheres Unterscheidungsmerkmal für die beiden Sporangiumarten nur beschränkt brauchbar, weil immer nur ein Teil derselben in den Schnitt fällt. Sicher geht man gerade auf diesem Entwicklungsstadium nur, wenn man den auffallenden Unterschied der Sporangienstiele in Betracht zieht.

Verfolgen wir zunächst den Entwicklungsprozeß der Microsporangien weiter. Nachdem die einzelnen Sporen auf die eben geschilderte Art entstanden sind, nimmt das ganze Sporangium an Größe bedeutend zu. Natürlich geschieht dies ganz allmählich, und erst bei der völligen Reife der Sporen hat es seine Endgröße erreicht. Infolge dieses Wachstums vermehren sich die Vakuolen im Hüllplasma beständig, so daß dieses bald ganz zerklüftet erscheint (Fig. 31). Die Vakuolen selbst haben sehr verschiedene Größe und Gestalt. In der Mitte des Sporangiums sind sie sehr klein, und immer sehr dicht zusammenliegend, bilden sie auf diese Weise ein feines Wabenwerk. Nach außen zu werden sie ziemlich plötzlich größer und erhalten im Schnitt eine polygonale Form. An die Tapetenkerne und die Sporen legt sich ein zarter Schlauch vakuolenlosen Plasmas dicht an. Manchmal sieht man, daß die im Hüllplasma liegenden Kerne durch Stränge dichteren Plasmas miteinander verbunden sind. Die Tapetenkerne behalten im allgemeinen ihre Gestalt und Struktur bei; manchmal scheinen sie noch etwas an Größe zuzunehmen.

Was nun die Sporen anbetrifft, so erleiden sie nur noch kleine Veränderungen. Indem ihre Membranen sich stark verdicken, nehmen sie die charakteristische bräunlich-gelbe Farbe an. Ihr plasmatischer Inhalt ist ganz wandständig geworden und bildet einen sichelförmigen Beleg an der kugelig gewölbten Wand. In ihm liegt der durch Abflachung linsenförmig gewordene Kern.

Nach Beendigung der Entwicklung verändern die Sporen ihre Lage im Sporangium. Während sie bisher an beliebigen Stellen im Periplasma lagen, wandern sie jetzt aus der Mitte heraus nach der Peripherie zu (Fig. 31). Gleichzeitig sammeln sich die zerstreuten Tapetenzellkerne in der Mitte des Sporangiums und gehen hier allmählich zu Grunde. Wie ihre Auflösung vor sich geht, konnte ich nicht feststellen, da sie in den Präparaten entweder noch vollständig als solche erhalten waren, oder aber sich schon

völlig aufgelöst hatten. Offenbar zerfließt nach der Auflösung der zarten Kernmembran der Kerninhalt allmählich im Plasma.

In diesem Zustande hat das Microsporangium seine Entwicklung beendet. Die Sporen liegen peripher nahe der Sporangiumwand. Die Struktur des Hüllplasma hat sich nach der Auflösung der Kerne insofern geändert, als auch im zentralen Teil jetzt infolge des Wachstums des Sporangiums große kugelige Vakuolen aufgetreten sind, welche nur durch Plasmalamellen getrennt werden. In dieser Gestalt geht es in einen starren Zustand über.

Ganz abweichend gestalten sich die Vorgänge im Macrosporangium. Hier wird nur eine von den 32 Sporen weiterentwickelt, während die andern zwar noch lange erhalten bleiben, schließlich aber rückgebildet werden. Welche Faktoren bei der Auswahl dieser einen Spore maßgebend sind, läßt sich schwer sagen. Jedenfalls aber deutet die Tatsache, daß sich die werdende Macrospore anfangs nur durch ihre zentrale Lage von den anderen unterscheidet, darauf hin, daß jede Sporenzelle potentiell die Fähigkeit hat, zur Macrospore zu werden. Es ist aller Wahrscheinlichkeit nach nur die zufällige zentrale Lage, durch welche gerade diese eine Spore bei der Weiterentwicklung bevorzugt wird. Der helle Hof, welcher sie umgibt, und außer der zentralen Lage das einzige unterscheidende Merkmal ist, bildet sich offenbar erst, wenn sie sich schon in der Mitte des Sporangiums befindet. Manchmal sah ich, daß in einem Sporangium zwei Macrosporen vorhanden waren. Ich führe diesen Fall an, weil ich in ihm eine wichtige Stütze für die Annahme erblicke, daß ursprünglich alle 32 Sporen die Fähigkeit zur Weiterentwicklung hatten. Bleibt zufällig eine zweite Spore in der dichten Plasmamasse mit eingeschlossen, so entwickelt sie sich ebenfalls; es sind dann zwei Macrosporen vorhanden.

Gewöhnlich aber bildet sich nur eine. Diese liegt immer ungefähr in der Mitte des Sporangiums, von einem ziemlich dicken Hüllplasma umgeben. Ihr ganzer Plasmagehalt beschränkt sich auf einen dünnen wandständigen Schlauch, der an der Stelle, wo er den Kern einschließt, etwas stärker ist und dadurch im Schnitt sichelförmig erscheint. Der Kern hat zunächst dieselbe Form und Struktur wie in den andern Sporen. Er ist wandständig, an der Seite, mit der er der Wand anliegt, stark abgeplattet, so daß er linsenförmige Gestalt besitzt. Der Nucleolus ist kugelig oder etwas oval und dann manchmal in der Mitte eingeschnürt; hin und wieder sieht man auch zwei Nucleolen. Chromatin ist wenig vorhanden, nur am Rande des Kerns in schwach netziger Gestalt. Der Kern liegt stets am Scheitel der Spore, d. h. an der Stelle, wo die drei Tetraëderkanten unter Winkeln von ca. 100 Grad zusammenstoßen, und wird an der gewölbteren Seite von einer sehr zarten Schicht des sichelförmigen Plasmabelegs bedeckt.

Während das Periplasma früher an allen Stellen zahlreiche kleine oder große Vakuolen aufwies, fließt es jetzt nach der Mitte zu zusammen und bildet um die junge Macrospore eine dichte Masse von Hohlkugelform, die mit der Sporangiumwand durch mehr oder

minder starke Plasmastränge verbunden bleibt (Fig. 32). Anfangs sind meist mehrere Schichten großer peripher gelagerter Vakuolen vorhanden, etwas später (Fig. 32) nur noch eine.

Durch das Zusammenfließen des Periplasmas werden die anderen Sporen aus dem dichten Plasma heraus an die Peripherie gedrängt. Sie liegen dort ziemlich regellos, oft an einer Seite gehäuft.

Die weiteren Vorgänge sind zunächst verhältnismäßig einfach. Die Macrospore, die noch nicht größer ist als die anderen Sporen, fängt an stark zu wachsen. Ihr plasmatischer Inhalt wird infolgedessen immer zarter, ebenso die Membran, die bald nur noch eine feine Haut bildet. Gleichzeitig vergrößern sich der Macrosporenkern und die Tapetenkerne.

Fig. 33 stellt ein peripheres Stück eines Macrosporangiums dar, in welchem die Macrospore schon etwas größer ist als in Fig. 32. Man sieht, daß die Tapetenkerne an Volumen stark zugenommen haben; das Chromatin ist in unregelmäßigen kleineren und größeren Stücken im ganzen Kern verteilt, der Nucleolus besitzt im allgemeinen noch seine rundliche Gestalt. Die nicht weiter entwickelten Sporen sind vollkommen erhalten; manchmal scheint es sogar, als ob sie etwas gewachsen wären (vergl. Fig. 33 u. 32). Auffallend ist, daß der inzwischen auf die doppelte bis vierfache Größe angewachsene Macrosporenkern ein äußerst feinfädiges, reich verzweigtes Chromatinnetz erhalten hat.

Natürlich hält das Wachstum des ganzen Sporangiums mit dem der Macrospore ungefähr gleichen Schritt. Hat die Macrospore etwa das Zehnfache ihrer ursprünglichen Größe erreicht, so kann sie die verschiedensten Lagen im Sporangium einnehmen. Am häufigsten liegt sie ungefähr in der Mitte; ziemlich oft aber kommt sie der Sporangiumwandung so nahe, daß sie diese fast berührt. Dann sind die Tapetenkerne an der von der Sporangiumwand abgewendeten Seite so stark angehäuft, daß sie mehrere Schichten bilden. Bei zentraler Lage ist die Macrospore immer von einem regelmäßigen Kranz von Tapetenkernen umgeben, die am Rande der dichten Plasmamasse liegen. Es ist besonders hervorzuheben, daß der helle Hof um die Macrospore während des Wachstums allmählich kleiner geworden und endlich ganz verschwunden ist. Das Plasma liegt jetzt also der Macrosporenmembran dicht an in Gestalt eines feinkörnigen plasmatischen Überzuges.

Infolge des andauernden starken Wachstums der Macrospore rücken die Tapetenkerne etwas auseinander, und die dichte Plasmamasse verliert allmählich an Mächtigkeit. Dadurch ergibt sich ein Bild, wie es Figur 34 darstellt. Die von jetzt ab immer zentral gelagerte Macrospore hat eine etwas dickere Membran erhalten, während der Inhalt kaum zugenommen hat. Der Kern ist wenig verändert, nur ist der Nucleolus jetzt unregelmäßig begrenzt, an der Oberfläche warzig stachlich. Im Innern erkennt man deutlich dunkle und helle Stellen. Das Hüllplasma ist in drei Schichten gesondert: in eine sehr feine Schicht dichten Plasmas, die sich eng

an die Macrosporenmembran anlegt, in eine zweite von zartwabiger Struktur mit nur sehr kleinen Vakuolen und in ein peripheres weitmaschiges Netz, dessen große Vakuolen nur durch feine Plasmafäden voneinander getrennt werden. Die Tapetenkerne sind in die mittlere Schicht eingebettet, ungefähr an der Grenze zwischen dieser und der peripheren. Ihr Inhalt hat sich von der Kernmembran etwas zurückgezogen. Der Nucleolus ist unregelmäßig zerschlitzt, oft in mehrere Stücke zerfallen. Das Chromatin hat eine dichte unbestimmte Struktur und häuft sich an manchen Stellen in Gestalt unregelmäßig gezackter Flecken an.

Das fertige Macrosporangium unterscheidet sich von dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium durch Größe, Inhalt und Membran der Macrospore, durch das Fehlen der Tapetenkerne und durch das Vorhandensein des Epispors, eines starren Plasmagebildes welches den Endzustand in der vielgestaltigen Entwicklung des Tapetenzellplasmas bedeutet. Durch stetes Wachstum kommt die Macrospore ihrer endlichen Gestalt immer näher. Aber erst sehr spät fängt die immer noch dünne Membran an, sich bedeutend zu verdicken und sich in Exo und Endospor zu differenzieren. Zuletzt hat sie dieselbe charakteristische bräunlich-gelbe Farbe wie die reifen Microsporen. Ihr Inhalt besteht dann aus überall verteilten kleinen Stärkekörnern, aus verschieden großen stark lichtbrechenden Öltropfen und aus großen eckigen Proteïnkörnern.

Was das Epispor anbetrifft, so stellt es ein starres Wabensystem vor, das am Scheitel mit der Sporangiumwand fest verbunden ist und die Lage der Macrospore im Sporangium fixiert. Es geht aus dem Periplasma hervor. Daß das ganze Hüllplasma allmählich eine Wabenstruktur erhält, erklärt sich ohne weiteres aus der starken Größenzunahme des Macrosporangiums. Wenn letzteres wächst, werden bei gleichbleibender Plasmamenge die zarten Fäden der Mittelschicht des Periplasmas sich dehnen und zum Teil zerreißen und dadurch größere Vakuolen entstehen, welche durch gegenseitigen Zug eine polyëdrische Gestalt erhalten. Am Scheitel des Sporangiums ist das Epispor in drei Lappen gespalten. Diese umschließen einen Hohlraum, in welchen ein starker dreiseitig pyramidaler Zapfen vorspringt, dessen Kanten mit den Lappen abwechseln und dessen Spitze mit der Basis auf einem medianen Längsschnitt durch eine feine Linie verbunden erscheint, die eine Durchbohrung darstellt. Die Kanten des dreiseitig pyramidalen Zapfens liegen über den drei Kanten der Spore und sind von Spalten durchsetzt, die auf die mediane Durchbohrung des Zapfens loslaufen. Die Spalten stellen Rißlinien dar, längs denen das Episporium bei der Keimung aufspringt (Fig. 35).

Kurz vor der Entstehung des Epispors lösen sich die Tapetenkerne im Periplasma auf. Ebenso verschwinden die nicht entwickelten Sporen; wenigstens habe ich im fertigen Sporangium keine mehr gesehen.

IV. Allgemeiner Teil.

Vergleicht man die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen mit denen der Arbeiten Juranyis (1873) und Heinrichers (1882), so fallen außer kleineren Unterschieden besonders die Abweichungen auf, die sich auf die Teilungsvorgänge in den jugendlichen Sporangien beziehen. Heinricher scheint allerdings auf die frühen Entwicklungsstadien bei seinen Beobachtungen weniger Wert gelegt und hauptsächlich die Erforschung der späteren Bildungsvorgänge im Auge gehabt zu haben; denn er begnügt sich mit der Bemerkung, daß nach einigen von seinen Präparaten die Angaben Juranyis wahrscheinlich richtig seien, abgesehen von den Teilungen im Archespor, die Heinricher noch einmal untersuchte.

Wie Juranyi zu seinen Ergebnissen gelangte, ob er frisches oder fixiertes Material verwendete, darüber sagt er selbst nirgends etwas. Doch scheint mir aus der Art seiner Darstellung, ferner aus der Tatsache, daß er das Vorhandensein der Tapetenkerne im Hüllplasma weder erwähnt noch in irgend einem Bilde zum Ausdruck bringt, hervorzugehen, daß er zum größten Teile an frischem Material beobachtete. Es ist dann leicht zu verstehen, daß er zu falschen Resultaten gelangen konnte, da sowohl die Kerne als auch die Zellwände wegen der Undurchsichtigkeit des Objekts im frischen Zustand viel schwieriger zu sehen sind als an gefärbten Schnittpräparaten.

Fig. 36 *a* bis *c* stellt den von Juranyi angegebenen Teilungsmodus dar. Danach bildet sich im unteren Drittel der kopfigen Endzelle zuerst die mit *I* bezeichnete Basalwand, die das Sporangiumköpfchen in einen größeren oberen und in einen kleineren scheibenförmigen unteren Abschnitt zerlegt. Letzterer bildet „die Basalzelle“ des Sporangiums und bleibt zunächst ungeteilt, während die halbkugelige obere Zelle die Teilungen fortsetzt. Es entsteht zuerst die auf der Basalwand senkrecht stehende Teilungswand *II*, welche, wie der Querschnitt (Fig. 36 *c*) zeigt, ungefähr zwei Fünftel von der Peripherie der basalen Wand abschneidet. Die dritte Teilungswand hat einen stark bogigen Verlauf (Fig. 36 a). Von der Basalwand ausgehend und mit der gewölbten Sporangiumwand nahezu parallel laufend, krümmt sie sich allmählich nach Wand *II* zu und setzt schließlich an diese an. Sie schneidet ein Drittel der Peripherie der basalen Wand ab (Fig. 36 *c*). Nun tritt noch eine vierte Teilungswand auf, deren Verlauf aus den Figuren 36 *b* und *c* ersichtlich ist. Sie steht auf der basalen Wand senkrecht; der eine Rand liegt ganz in der Basalwand, der zweite schneidet Wand *II*, der dritte die stark gewölbte dritte Wand. Sie ist demnach nur sichtbar, wenn Wand *II* in der Zeichenebene liegt (Fig. 36 *b*).

Einen zweiten Teilungsmodus gibt Juranyi nicht an. Es ist nach dem Gesagten klar, daß der Längsschnitt, welcher die zweite und dritte Teilungswand trifft, ein Bild ergeben muß, wie es

Fig. 3, *a 1* darstellt. Der Querschnitt erscheint stets als ungefähr gleichseitiges Dreieck wie in Fig. 2, *c*. Mir mußte sofort auffallen, daß diese beiden Bilder, Längsschnitt und Querschnitt, sich auch unter meinen Figuren vorfinden; aber hier gehören sie zwei verschiedenen Teilungsmodi an. Der nach meinen Beobachtungen so häufige Querschnitt mit der Bikonvexlinsenfigur (Fig. 3, *a 2*), den Juranyi nicht fand, gehört zweifellos zu dem in Fig. 3, *a 1* dargestellten Längsschnitt. Ebenso beziehen sich die Figuren 2, *c 1* und 2, *c 2* unbedingt aufeinander.

Aber, könnte man fragen, gibt es vielleicht nicht noch einen dritten Modus der Teilung, der zwischen den beiden vorliegenden den Übergang bildet, insofern als er vier Wände erfordert, während nach den andern drei bezw. fünf Teilungswände zur Bildung der Zentralzelle nötig sind? Dann könnten offenbar die Figuren 5, 6 und 7 Juranys (Fig. 36, *a-c*) zu einem Teilungsmodus gehören. Aber ich habe nie ein der Figur 6 (36, *b*) entsprechendes Bild gefunden. Wenn man annimmt, daß Juranyi Längs- und Querschnitt nicht von ein und demselben Sporangium entnommen hat, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß der Längsschnitt dem einen Modus, der Querschnitt aber dem andern angehört, da ja beide Teilungsmodi nahezu gleich oft verwirklicht sind. Allerdings bleibt dann Fig. 6 (36, *b*) unerklärt. Aus dem Umstande, daß Juranyi die Bikonvexlinsenfigur trotz ihrer großen Häufigkeit entging, glaube ich schließen zu dürfen, daß seine Untersuchungen nur an wenigen Sporangien vorgenommen wurden. Juranyi glaubte offenbar an die Einheitlichkeit der Teilungsvorgänge.

Die von Juranyi beobachteten Teilungsvorgänge würden in der Tat einen Übergangsmodus bedeuten. Denn wenn man annimmt, daß die dritte von ihm angegebene Scheidewand sich garnicht an die Mutterzellwand, sondern nur an die zweite Teilungswand und die Basalzelle ansetzt, so erhält man damit den in Fig. 3, *a* dargestellten Modus. Der Querschnitt ist dann auch eine Bikonvexlinsenfigur, und die vierte Wand ist überflüssig geworden, da schon durch die drei ersten Teilungswände eine Zentralzelle herausgeschnitten wird.

Was nun die Tapetenschicht anbetrifft, so entsteht sie nach Juranyi dadurch, daß vier Teilungswände auftreten, die mit den eben gebildeten in Verlauf und Aufeinanderfolge genau übereinstimmen, so daß also ein Archespor von der gleichen Gestalt wie die Zentralzelle herausgeschnitten wird. Nach meinen Beobachtungen stimmen aber nur im Falle des Modus mit dem Bikonvexlinsenquerschnitt die zur Tapetenbildung führenden Teilungswände mit den wandbildenden Scheidewänden in Verlauf und Aufeinanderfolge überein. Liegt dagegen der andere Modus vor, so tritt insofern eine Abweichung ein, als an Stelle der ersten und zweiten Wand eine einzige entsteht, welche gleichsam den zwei ersten Wänden der vorhergehenden Wandbildung entspricht. Es ist also in diesem Falle eine Verschiedenheit in den Modi der Wand und der Tapetenbildung zu konstatieren.

Die nun folgenden Teilungen im Archespor hat außer Juranyi auch Heinricher untersucht. Nach letzterem haben die Oktanten der vorderen Hälfte des Archespors nicht wie nach der Ansicht von Juranyi dieselbe Lage wie jene der abgewandten Hälfte. Sie liegen vielmehr so zueinander, „daß die sie trennenden Wände der einen mit jenen der anderen Winkel von 45° einschließen" (Fig. 36 *d*). Danach sind bei einer mittleren Einstellung alle Oktanten zu sehen. Die Wände bilden zwei Kreuzsysteme, die denselben Kreuzungspunkt haben und gegeneinander um 45 Grad gedreht sind.

Nach meinen Beobachtungen kommen beide Fälle nebeneinander vor; jedoch scheint mir der von Juranyi gefundene Teilungsmodus der häufigere zu sein. Heinricher ist der Ansicht, daß durch die von ihm beobachtete Teilungsart des Archespors der Irrtum Juranyis in Bezug auf die Zahl der Sporenmutterzellen im Macrosporangium bedingt sei. Denn bei mittlerer Einstellung könnte man zu der falschen Anschauung kommen, daß die Oktanten der vorderen Hälfte sich schon in je zwei Zellen geteilt hätten. Ich halte diese Auffassung in der Tat für die einzige Möglichkeit, Juranyis Beobachtung, daß auch im weiblichen Sporangium 16 Sporenmutterzellen gebildet werden, genügend zu erklären. Allerdings scheint mir noch ein anderer Umstand mitzusprechen. Juranyi schildert nämlich Seite 13 und 14 die oft vorkommende Erscheinung, daß sich eine Sporenmutterzelle noch vor der Tetradenteilung stark vergrößert und dadurch das Aussehen einer Macrospore gewinnt. Die Weiterentwicklung einer solchen Sporenmutterzelle hat er nicht verfolgt. Er hält aber die Annahme für nicht ganz unbegründet, daß aus ihr die zur Macrospore sich entwickelnde Sporenzelle hervorgehe.

Es wundert mich, daß Heinricher diese Erscheinung nicht beobachtet hat, da sie doch immerhin nicht gerade selten ist; wenigstens fand ich sie mehrere Male hintereinander. Offenbar hat nun Juranyi das Sporangium, in welchem sich eine solche vergrößerte Sporenmutterzelle befand, für ein Macrosporangium gehalten. Nach meinen Beobachtungen ist das aber nicht richtig. In allen Fällen handelte es sich um ein Microsporangium, was durch den aus einer Zellreihe bestehenden Stiel außer Zweifel gestellt war. Ich halte es daher für ziemlich wahrscheinlich, daß Juranyis falsches Ergebnis, wenigstens in einigen Fällen, auf diesen Irrtum zurückzuführen ist.

Es ist Heinrichers Verdienst, die Achtzahl der Sporenmutterzellen im Macrosporangium durch Zählen der Tetraden zweifelsfrei festgestellt zu haben; ebenso wies er durch Tinktion mit Hämatoxylin die Tapetenkerne im Hüllplasma nach. In Juranyis Figuren sucht man die Kerne vergeblich; er erwähnt sie auch nirgends. Es ist dies um so merkwürdiger, als sie schon von Mettenius und Griffith in einigen Bildern gezeichnet wurden.

Sehr eigenartig sind ferner die Angaben Juranyis über das Wachstum der Tapetenschicht. Durch tangentiale Teilungen soll sie schon im Oktantenstadium des Archespors zu einem mehrzell-

schichtigen Gewebe werden, wobei allerdings bemerkt wird, daß in den Microsporangien die tangentialen Teilungen manchmal gänzlich ausbleiben können. Während sich nun der Mantel in den Microsporangien nach Anlegung der Sporenmutterzellen auflöst, nimmt er vorher in den Macrosporangien während des Wachstums der Macrospore an Mächtigkeit sehr bedeutend zu „und umschließt noch zu dieser Zeit als eine kontinuierliche Hülle die innere Zellmasse". Daß von einer Mehrschichtigkeit der Tapete keine Rede sein kann, habe ich in vorstehenden Ausführungen genügend betont. Auch Heinricher zweifelte nur in wenigen Fällen an ihrer Einschichtigkeit, stellt aber diese Tatsache nicht als völlig sicher hin. Er gerät in Verlegenheit bei dem Versuch, sich die bei Juranyi abgebildeten Figuren 16 und 17 zu erklären.

Tatsächlich bieten sich hier merkwürdige Verhältnisse: mitten in einem Macrosporangium sieht man eine schon ziemlich große Macrospore von einer mehrschichtigen Tapete im festen Zellverbande umhüllt. Wie läßt sich das erklären? Ich kann mich des Gedankens nicht erwehren, daß Juranyi, vielleicht infolge nicht genügender Aufhellung des Objekts, die von den Wandzellen herrührende Oberflächenstruktur in das Sporangium hineinverlegt hat. Ebenso sonderbar mutet es mich an, daß der Zerfall des Mantels von außen nach innen erfolgen soll; jedenfalls wäre das umgekehrte Verhalten einleuchtender.

Die Kernteilungsvorgänge bei der Tetradenteilung konnten wegen technischer Schwierigkeiten weder von Juranyi noch von Heinricher studiert werden. Bei letzterem sind auf Tafel I Figur 3 Sporenmutterzellen abgebildet, deren Kerne in verschiedenen Teilungsstadien zu sein scheinen. Jedenfalls aber stellen die runden gefärbten Flecke in den Kernen sicher keine Nucleolen vor, wie Heinricher annimmt. Über die Bildung der Tetraden und ihren Zerfall beschränken sich seine Angaben auf die Bemerkung, daß sich körnchenreiches Protoplasma in Form dünner Platten an den Stellen sammelt, wo die Wände auftreten, und daß dann beim Verschieben des Deckglases die Tetraden leicht in die einzelnen Sporenzellen auseinanderfallen. Wie dieses Auseinanderfallen vor sich geht, darüber sagt er nichts.

Die weiteren Vorgänge im Macrosporangium hat Heinricher, von den cytologischen Verhältnissen abgesehen, im allgemeinen richtig erkannt, und ich kann seine Beobachtungen in fast allen Punkten bestätigen. Nur möchte ich noch einige Abweichungen inbetreff der Macrosporenmembran und des Epispors anführen. Nach Heinricher werden (wie bei Mettenius) die Tetraëderleisten der Macrospore während ihres Wachstums allmählich zurückgebildet und verschwinden schließlich vollständig. Selbst an Schnitten durch in Gummi eingebettete Sporen war nichts von ihnen wahrzunehmen. Nach meinen Beobachtungen ist dies nicht der Fall. Ich überzeugte mich, daß an der völlig reifen Spore die Leisten im Schnitt in Form einer Verbreiterung des Exospors noch deutlich vorhanden sind; allerdings sind sie viel schwächer ausgebildet, als man es bei der Größe der Macrospore erwarten sollte. Auch kann ich das

Vorhandensein eines „knotenförmigen Vorsprungs“ am Exospor, wie ihn Prantl beobachtete, bestätigen (Fig. 35). Er bildet den zäpfchenförmig gestalteten Scheitelpunkt der Macrospore, und an ihn setzt sich die feine Rißlinie an, welche in den vorspringenden Zapfen am Scheitel des Epispors führt.

Heinricher hat ferner „in den erstarrten Episporien stärker lichtbrechende Körperchen bemerkt“, die er für die Tapetenkerne hält. Ich habe eine ähnliche Erscheinung nicht gesehen. Zwar färbt sich das Epispor mit Hämatoxylin sehr ungleich, indem manche Stellen den Farbstoff stärker speichern als andere; dies rührt aber offenbar von der verschieden dichten Struktur des erstarrten Plasmas her. Im Mikrosporangium gehen die sich in der Mitte sammelnden Tapetenkerne auch schon vor der Erstarrung des Periplasmas zu Grunde. Denn erst nach ihrem Verschwinden treten die großen Vakuolen in der Mitte des Sporangiums auf. Ich habe die Kerne in beiden Sporangien im erstarrten Epispor nicht mehr gesehen.

Wie stellt sich nun *Salvinia* zu den anderen Hydropterideen? Die größte Übereinstimmung zeigt die Sporangienentwicklung ohne Zweifel bei *Azolla*, während sie bei den anderen in wesentlichen Punkten abweicht.

Nach Campbell und Pfeiffer bilden sich bei *Azolla* ebenfalls im Microsporangium 16, im Macrosporangium 8 Sporenmutterzellen aus, welche nach der Loslösung aus dem Zellverbande sich etwas abrunden und in Reduktionsteilung eintreten. Die Tetraden zerfallen in die Sporenzellen, von denen im Microsporangium alle 64 reifen, während im Macrosporangium 31 abortieren und nur eine ihr Wachstum fortsetzt. Die wie bei *Salvinia* einschichtige Tapete hat sich inzwischen aufgelöst und erfüllt als vakuolenreiches Periplasma das ganze Sporangium. Schließlich geht auch hier das Plasma in jenen erstarrten Zustand über, der für das Epispor so charakteristisch ist Allerdings ist nach Strasburger bei *Azolla* in den Microsporangien „mit dieser letzten Differenzierung eine gleichzeitige Sonderung in die einzelnen Massulae verbunden“. Aber nichts hindert uns, bei *Salvinia* den gesamten Inhalt des Microsporangiums mit Strasburger als eine einzige große Massula aufzufassen, die im Sporangium eingeschlossen bleibt. Bilden sich doch bei *Azolla nilotica* nur zwei Massulae aus!

Die Unterschiede zwischen *Azolla* und *Salvinia* bestehen darin, daß bei *Azolla*:

1) im weiblichen Sorus nur ein Macrosporangium gebildet wird,
2) auch im Microsorus zuerst ein Macrosporangium entsteht, das später abortiert,
3) am Scheitel des Macrosporangiums ein sogenannter Schwimmapparat vorhanden ist.

Die Beantwortung der Frage, ob *Salvinia* oder *Azolla* den entwickelteren Repräsentanten der Salviniaceen vorstelle, stößt auf große Schwierigkeiten. Denn in manchen Merkmalen zeigt sich *Azolla* als die höher differenzierte Form (z. B. in den *Massulae*,

im Schwimmapparat, in der geringeren Anzahl der Sporangien im Sorus), in anderen dagegen (z. B. in der zwittrigen Anlage der Sori) ist der primitivere Charakter gegenüber *Salvinia* unverkennbar.

In mancher Hinsicht abweichend gestalten sich die Verhältnisse bei den anderen heterosporen Farnen. Die Marsiliaceen mit den Gattungen *Marsilia*, *Regnellidium* und *Pilularia* schließen sich am meisten an die Salviniaceen an. Die Sori enthalten Micro- und Macrosporangien und sind zu vier bis vielen in einem Sporokarp vereinigt. Bei *Marsilia* und *Pilularia* werden in beiden Sporangiumarten 16 Sporenmutterzellen ausgebildet. Es kann aber durch Unterdrückung der Teilungswand in einzelnen oder allen Oktanten eine Reduktion in der Zahl der Sporenmutterzellen bis auf 8 eintreten. Die Tapete besteht aus zwei, an manchen Stellen auch drei Zellschichten und löst sich zur selben Zeit auf wie bei *Salvinia* und *Azolla*. Die im Periplasma schwimmenden Tetraden zerfallen nur im Microsporangium in Sporenzellen. Im Macrosporangium dagegen bleiben sie als solche erhalten, und von jeder Tetrade wächst eine Spore etwas heran, die drei andern verkümmern. Schließlich abortieren von den 16 Macrosporen 15 und nur eine gelangt zur Reife.

Über die vor einigen Jahren von Lindman im Staate Rio Grande do Sul (Südamerika) entdeckte Gattung *Regnellidium* ist bisher entwicklungsgeschichtlich leider nichts bekannt. Der Autor gibt in seiner Beschreibung der Sporenverhältnisse nur an, daß im Macrosporangium eine einzige, im Microsporangium etwa 60 Sporen vorhanden sind. Er stellt die neue Gattung auf Grund äußerer morphologischer Verhältnisse zwischen *Marsilia* und *Pilularia*, hält sie aber für näher verwandt mit *Pilularia*, weil sie mit dieser die Art der Sporenentleerung (nämlich durch die quellende Gallertsubstanz des Episporium und nicht durch einen Gallertring wie bei *Marsilia*), ferner die geringere Zahl der Sori (6—8) in einem Sporokarp und den Bau der Sori und zarten Indusien gemeinsam hat.

Die Klasse der Equisetales ist in ihrem einzigen noch lebenden Vertreter homospor. Doch ist die Gattung *Equisetum* nur ein Überrest eines in früheren geologischen Perioden weit verbreiteten Pflanzentypus, in welchem Heterosporie ausgebildet war. So trugen die Sporangiophorähren der Calamariaceen Macro- und Microsporangien, beide mit vielen Sporen. Die Macrosporen zeichneten sich bei *Calamostachys Casheana* und *Macrostachya* durch bedeutendere Größe vor den Microsporen aus. In einigen Fällen wurden beide Sporangiumarten auf demselben Sporangiophor beobachtet.

In der Reihe der Lycopodiales weisen die Gattungen *Selaginella* und *Isoëtes* Heterosporie auf. Bei *Selaginella* werden in einem Sporangium normalerweise meist 4, selten 2, bei *Isoëtes* dagegen zahlreiche Macrosporen entwickelt. Bei beiden Gattungen bleibt die Tapete während der Sporenentwicklung intakt und bildet eine epithelartige Schicht von papillösen Zellen. Bei *Selaginella* ist die Sporangiumentwicklung der von *Lycopodium* sehr ähnlich: das Archespor geht aus einer einzigen hypodermalen Zelle hervor.

Die Sporangiumwand ist zwei- bis dreischichtig, die Tapete einschichtig; sie löst sich nicht auf. Im Macrosporangium vermehrt von Anfang an nur eine von den zahlreichen Sporenmutterzellen ihren Inhalt. Sie wird kuglig und liefert vier tetraëdrisch gelagerte Sporen, die bald das ganze Sporangium ausfüllen. Im Microsporangium dagegen treten alle Sporenmutterzellen in Tetradenteilung ein. Es entsteht eine große, aber unbestimmte Anzahl von Sporen. Manchmal bilden sich in einem Sporangium nur 2 Macrosporen aus.

Isoëtes weicht insofern von *Selaginella* ab, als hier die Sporangien durch sterile Zellschichten unvollkommen gefächert sind und nicht nur 4, sondern zahlreiche Macrosporen reifen. Das Archespor besteht zunächt aus vielen gleichartigen und meristematischen Zellen, die sich nach allen Richtungen teilen. Später teilen sich gewisse Regionen weniger lebhaft. Diese sind steril, und aus ihnen gehen die einschichtige Sporangiumwand, die Trabeculae und die Tapete hervor. Wie bei *Lycopodium* und *Selaginella* bleibt die Tapetenschicht erhalten, während sie bei den anderen Farnen und Equisetum aufgelöst wird. Im Microsporangium teilen sich alle sporogenen Zellen und liefern Sporen vom bilateralen Typus. Die Zahl der Sporen in einem Sporangium ist ungeheuer groß. Im Macrosporangium wird jede Sporenmutterzelle von sterilen Zellen umschlossen. Nach Fitting wächst eine solche sporogene Zelle, rundet sich ab und löst sich schließlich von den benachbarten Zellen los. Sie liegt dann in einem unregelmäßigen Hohlraum. Die Tetradenteilung wird durch Teilung des Plasmas eingeleitet, darauf teilen sich erst die Kerne. Hierin wie auch in dem Bau der Macrosporenmembran ähnelt *Isoëtes* ganz der Gattung *Selaginella*.

In neuerer Zeit (1904) ist durch Campbell der für die homosporen Farne charakteristische Annulus der Sporangien auch bei den Marsiliaceen entdeckt worden. Er fand bei *Pilularia Americana* Spuren eines scheitelständigen Annulus, wie er bei den tropischen *Schizaeaceae* vorkommt; auch ist das reife Sporangium wie bei diesen sehr schief. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß durch gründliche Erforschung der heterosporen Farne ihre Abstammung von den homosporen Formen auch im einzelnen genauer bekannt werden wird.

V. Bildungsabweichungen.

In diesem Abschnitt möchte ich einige Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang beschreiben, die mir bei meinen Untersuchungen besonders auffielen und zum Teil schon von den früheren Autoren bei *Salvinia* und den anderen Hydropterideen gefunden wurden.

Daß bei *Salvinia* Micro- und Macrosporangien in einem Sorus vorkommen, hat bereits Mettenius und nach ihm Heinricher beobachtet, und letzterer hat diese Erscheinung mit vollem Recht

als Atavismus gedeutet. Er fand in einem Falle einen Microsorus, in welchem fünf Macrosporangien mit je einer Macrospore vorhanden waren. Ich kann die Richtigkeit dieser Beobachtung in jeder Weise bestätigen, nur möchte ich hinzufügen, daß (wenigstens in meinem Material) zwittrige Sori nicht gar so selten sind, wie dies nach Heinrichers Angaben der Fall zu sein scheint. Ich habe öfter Sori gefunden, die außer zahlreichen Microsporangien ein bis mehrere Macrosporangien enthielten. In einem Falle waren sogar in demselben Sorus Micro- und Macrosporangien ungefähr in gleicher Zahl vorhanden, so daß man nicht entscheiden konnte, ob es sich um einen Micro- oder um einen Macrosorus handelte. In allen Fällen war bereits die Macrospore deutlich ausgebildet, in den Microsporangien waren die Sporenzellen auch schon isoliert.

Eine zweite Abweichung betrifft die Ausbildung mehrerer Macrosporen in einem Sporangium, eine Erscheinung, die schon Russow bei *Marsilia* und Strasburger bei *Azolla* beobachteten. Letzterer bildet auf Tafel VI Fig. 100 den abnormen Fall ab, daß innerhalb eines Indusiums zwei reife Macrosporen liegen, von denen eine die Stelle des nicht ausgebildeten Schwimmapparates einnimmt. Da bei *Azolla* im weiblichen Sorus das einzige Macrosporangium bei der Reife nicht nur die Tapete sondern auch die Wand auflöst, so kann man mit Heinricher 3 Bildungsmöglichkeiten annehmen: erstens könnten sich ausnahmsweise zwei Macrosporangien in einem Sorus entwickeln; dann würden die zwei Macrosporen aus verschiedenen Sporangien stammen. Zweitens könnten sich statt einer in diesem Falle zwei Sporen desselben Sporangiums zu Macrosporen entwickelt haben. Schließlich wäre es auch denkbar, daß sich ein Sporangium in zwei Hälften mit je einem Archespor und einer Tapete geteilt hätte. Diesen Fall des Doppelsporangiums fand Heinricher bei *Salvinia* realisiert. Es hatte sich ein vergrößertes Sporangium auf einem einfachen Stiel senkrecht zu seinem Längsdurchmesser geteilt; Macrosporen waren aber noch nicht ausgebildet, denn die Teilungen in den beiden Archesporzellen waren noch nicht beendet. Es ist also damit keineswegs entschieden, ob sich nun auch wirklich zwei Macrosporen, in jedem Archespor eine, entwickelt haben würden. Es könnte ja auch die eine Hälfte des Doppelsporangiums zu Gunsten der andern steril bleiben oder verkümmern, ähnlich wie manchmal ganze Sporangien in einem Sorus zu Grunde gehen. Doch ist dies offenbar nicht der Fall. Denn mehr als einmal sah ich zwei Macrosporen in demselben Sporangium liegen. Sie wichen von den Macrosporen der umliegenden Sporangien durch ihre geringere Größe ab und waren ungefähr viermal größer als die nicht entwickelten Sporen.

Schließlich sei noch ein dritter Fall angeführt. Es kommt nämlich manchmal vor, daß sich im Microsporangium eine Sporenmutterzelle stärker entwickelt als die anderen. Juranyi beobachtete diese Erscheinung ebenfalls, glaubte aber ein Macrosporangium vor sich zu haben. Er wurde „anfangs zu der irrigen Annahme verleitet, daß die Macrospore direkt durch die Ausdehnung einer dieser Sporenmutterzellen gebildet wird.“ In der

Tat sieht die vergrößerte Sporenmutterzelle ganz so aus wie eine junge Macrospore. Ich konnte mir diese merkwürdige Erscheinung zuerst nicht erklären, bis ich in einigen Schnitten deutlich sehen konnte, daß der Kern dieser aufgeblasenen Zelle sich in Teilung befand. Die anderen Sporenmutterzellen ließen ebenfalls die ersten Stadien der Reduktionsteilung erkennen. In einigen Präparaten war die blasige Zelle noch im Zusammenhang mit den andern Sporenmutterzellen, in manchen hatte sie sich aber schon isoliert und wurde von Tapetenkernen umgeben. Bei der geringen Häufigkeit dieses abnormen Falles konnte die Weiterentwicklung der blasigen Sporenmutterzelle nicht bis zu Ende verfolgt werden. Höchstwahrscheinlich bildet aber diese Sporenmutterzelle auch eine Tetrade, von welcher sich nur eine Spore zur Macrospore weiterentwickelt, während die anderen Sporenmutterzellen Microsporen hervorbringen.

Weil Juranyi von vornherein diese Sporangien für weiblich hielt, glaubte er sich zu der Annahme berechtigt, daß der Entwicklungsunterschied zwischen der Macrospore und den abortierenden Sporen stets schon in den Sporenmutterzellen vorhanden sei. Es hätten danach nicht alle Sporen die Fähigkeit, zu Macrosporen zu werden, sondern nur die vier, welche aus der vergrößerten Sporenmutterzelle hervorgehen. Ein solcher Unterschied in der Größe der Sporenmutterzellen ist aber im Macrosporangium nicht zu konstatieren. Es ist also der Juranyische normale Fall in Wirklichkeit eine Abnormität.

Es wäre interessant zu wissen, ob in demselben (der Beschaffenheit des Stiels nach männlichen) Sporangium sowohl männliche als auch weibliche reife Sporen vorkommen. Doch wird wegen der Seltenheit der Abnormität der Zufall bei der Entscheidung der Frage eine große Rolle spielen.

VI. Zusammenfassung.

Die Ergebnisse vorliegender Untersuchungen lassen sich im Folgenden kurz zusammenstellen:

Die Verzweigung der Microsporangienstiele geschieht durch Auswachsen einer beliebigen Stielzelle und Abschnüren der papillösen Vorwölbung durch eine Wand. Die Differenzierung in Stiel und Sporangiumzelle erfolgt durch Auftreten von Querwänden.

Die ersten Teilungen in der kopfigen Endzelle führen zur Bildung der Sporangiumwand. Es sind zwei Teilungsmodi nachzuweisen: ein 3-Wandmodus und ein 5-Wandmodus. Die Sporangiumwand bleibt einschichtig.

Die Tapete entsteht durch Teilungen in der Zentralzelle, welche den zur Sporangiumwandbildung führenden Teilungen ähnlich sind. Sie bleibt stets einschichtig; die Zellen enthalten meist 2 Zellkerne.

Das Archespor teilt sich durch Scheidewände nach den drei Richtungen des Raumes in die Sporenmutterzellen. Hierbei treten mannigfache Varianten auf, indem Richtung und Aufeinanderfolge der Wände verschieden sein können.

Im Microsporangium werden 16, im Macrosporangium nur 8 Sporenmutterzellen gebildet. In beiden verläuft die Tetradenteilung gleich; es treten die für die Reduktionsteilung der höheren Pflanzen charakteristischen Kernteilungsstadien auf. Der Sporophyt hat 16, der Gametophyt 8 Chromosomen.

Die Auflösung der Tapete erfolgt beim Beginn der Reduktionsteilung. Gleich darauf lösen sich die Sporenmutterzellen aus dem Zellverbande.

In beiden Sporangiumarten zerfallen die Tetraden in die Sporenzellen. Im Microsporangium reifen alle 64 Sporen; im Macrosporangium entwickelt sich von den 32 nur eine, selten zwei. Diese liegt im Zentrum, die andern an der Peripherie des Sporangiums.

Die Macrospore wächst sehr stark, ebenso ihr Kern. Erst sehr spät differenziert sich die Sporenmembran in Exo- und Endospor.

Nach der Sporenreife erstarrt das Periplasma in beiden Sporangiumarten und bildet das schaumige Epispor. Kurz vorher haben sich die Tapetenkerne im Plasma aufgelöst.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Winkelschen Zeichenapparat gezeichnet.
(Tafel VI mit Fig. 1—19, Tafel VII mit Fig. 20—36.)

Fig. 1—5: sind Textfiguren (V. 670).

Fig. 6—9: die ersten Teilungen im jungen Sporangium bis zur Archesporbildung (V. 670).

Fig. 6: Sporangiumköpfchen kurz vor dem Auftreten der ersten Teilungswand.

Fig. 7—9: Nähere Erklärung im Text.

Fig. 10—12: Teilungen im Archespor (V. 670).

Fig. 10: Längsschnitt eines Sporangiums mit achtzelligem sporogenem Gewebe.

Fig. 11: Querschnitt durch ein solches: in der Tapetenschicht sieht man eine Kernteilungsfigur.

Fig. 12: Microsporangium: die Kernteilungen beweisen, daß in allen acht sporogenen Zellen gleichzeitig je eine Wand auftritt.

Fig. 13—25: Auflösung der Tapetenschicht, Isolierung der Sporenmutterzellen und Bildung der Tetraden. Fig. 13, 14, 24 und 25 V. 670: Fig. 15—23 (V. 850).

Fig. 13: Microsporangium: die Sporenmutterzellen sind im Begriff, sich aus dem Verbande zu lösen.

Fig. 14: Macrosporangium: die Sporenmutterzellen haben sich isoliert: ihre Kerne sind in Tetradenteilung begriffen.

In den Figuren 15, 17, 18, 20 und 23 bezieht sich a) jedesmal auf eine Sporenmutterzelle aus einem Microsporangium, b) auf eine solche aus einem Macrosporangium.

Fig. 15 a und b: Das Chromatin hat die Gestalt eines unregelmäßigen Bandes angenommen.
Fig. 16: Stadium kurz vor der Synapsis.
Fig. 17 a und b: Synapsis.
Fig. 18 a: Reduktionsspindel von oben gesehen; es sind acht Doppelchromosomen zu zählen.
Fig. 18 b: Tonnenförmige Reduktionsspindel; die Spindel ist an den Polen wie abgeschnitten; die Spindelfasern sind deutlich zu erkennen.
Fig. 19—22: Bildung der Tochterkerne.
Fig. 23 a und b: Homöotypische Teilung; die beiden Spindeln liegen senkrecht zueinander.
Fig. 24: Microsporangium mit im Periplasma schwimmenden Tetraden.
Fig. 25: Macrosporangium im gleichen Stadium.

Fig. 26—28: Zerfall einer Tetrade in die einzelnen Sporenzellen (V. 850).

Fig. 29—34: Die Vorgänge nach der Bildung der Sporenzellen (Fig. 29—33 V. 670. Fig. 34 V. 300).
Fig. 29 und 30: Micro- und Macrosporangium; die Sporenzellen schwimmen zusammen mit den Tapetenkernen in unregelmäßiger Verteilung im vakuoligen Periplasma.
Fig. 31: Fast reifes Microsporangium; die Tapetenkerne haben sich in der Mitte gesammelt; die reifen, mit Tetraëderkanten versehenen Sporen liegen außerhalb des dichten Plasmas nahe der Sporangiumwandung.
Fig. 32: Macrosporangium; in der Mitte liegt die reifende Macrospore von einem weiten Hof umgeben. Die andern Sporen liegen außerhalb des dichten Plasmas an einer Seite des Sporangiums. Die Tapetenkerne umgeben die Macrospore kranzförmig.
Fig. 33: Peripheres Stück aus einem älteren Macrosporangium; die Tapetenkerne haben an Größe bedeutend zugenommen.
Fig. 34: Macrosporangium in einem älteren Entwicklungsstadium.

Fig. 35—36: sind Textfiguren. Fig. 35 V. 150.

Literatur.

Arcangeli, G., Sulla *Pilularia Globulifera* e sulla *Salvinia natans*. (Nuovo Giorn. Bot. Italiano. Bd. 8. Pisa 1876.)

Bauke, H., Einige Bemerkungen über das Prothallium von *Salvinia natans*. (Flora. 1879. No. 14.)

Bischoff, Zur Naturgeschichte der *Salvinia natans*. (Nova Acta Bonn. XIV. 1. 1828.)

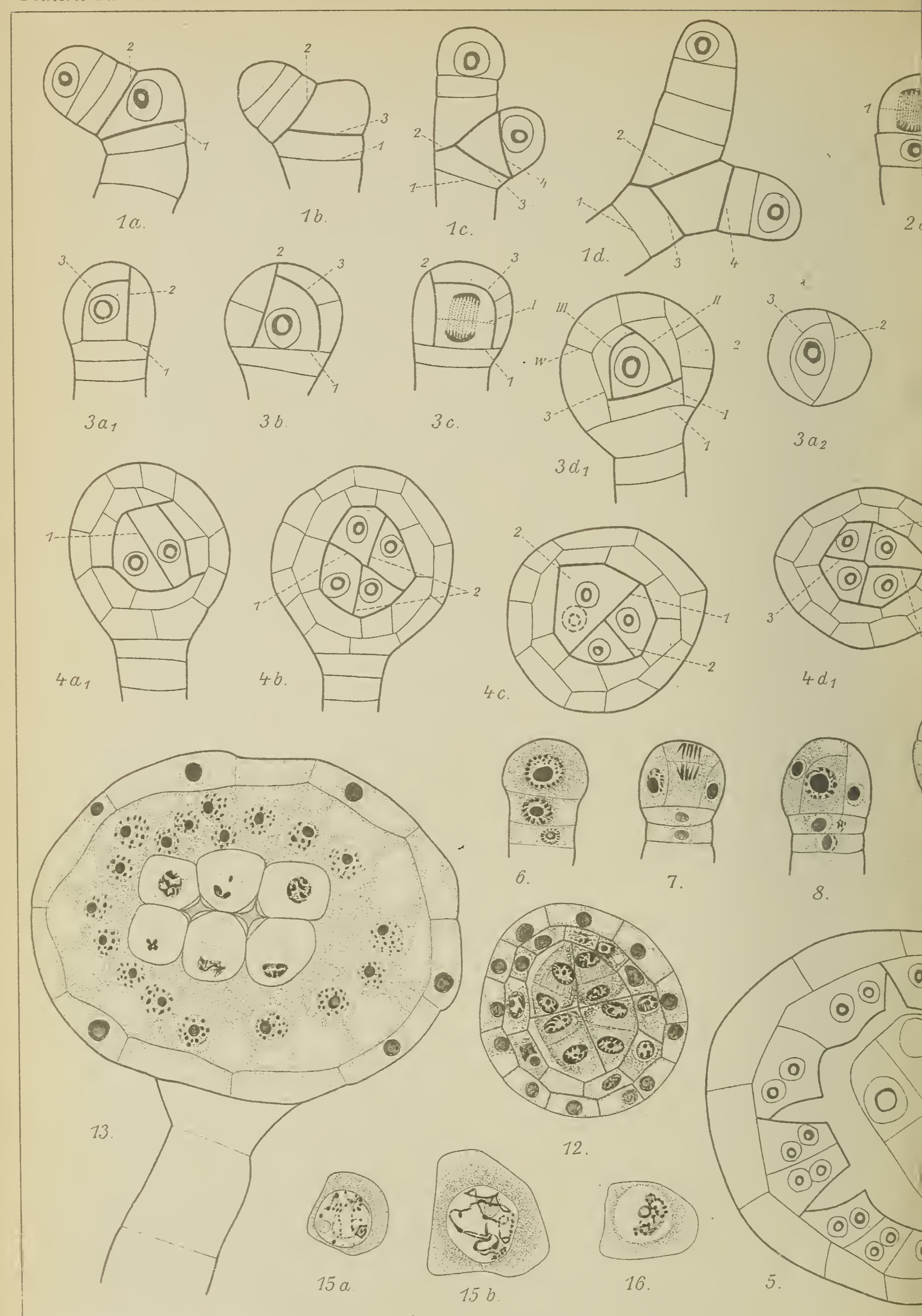
Campbell, D. H., On the development of *Azolla filiculoïdes*. (Annals of Botany. VII. 1893. 155.)

— The Structure and Development of Mosses and Ferns. 2. Edit. 1905.)

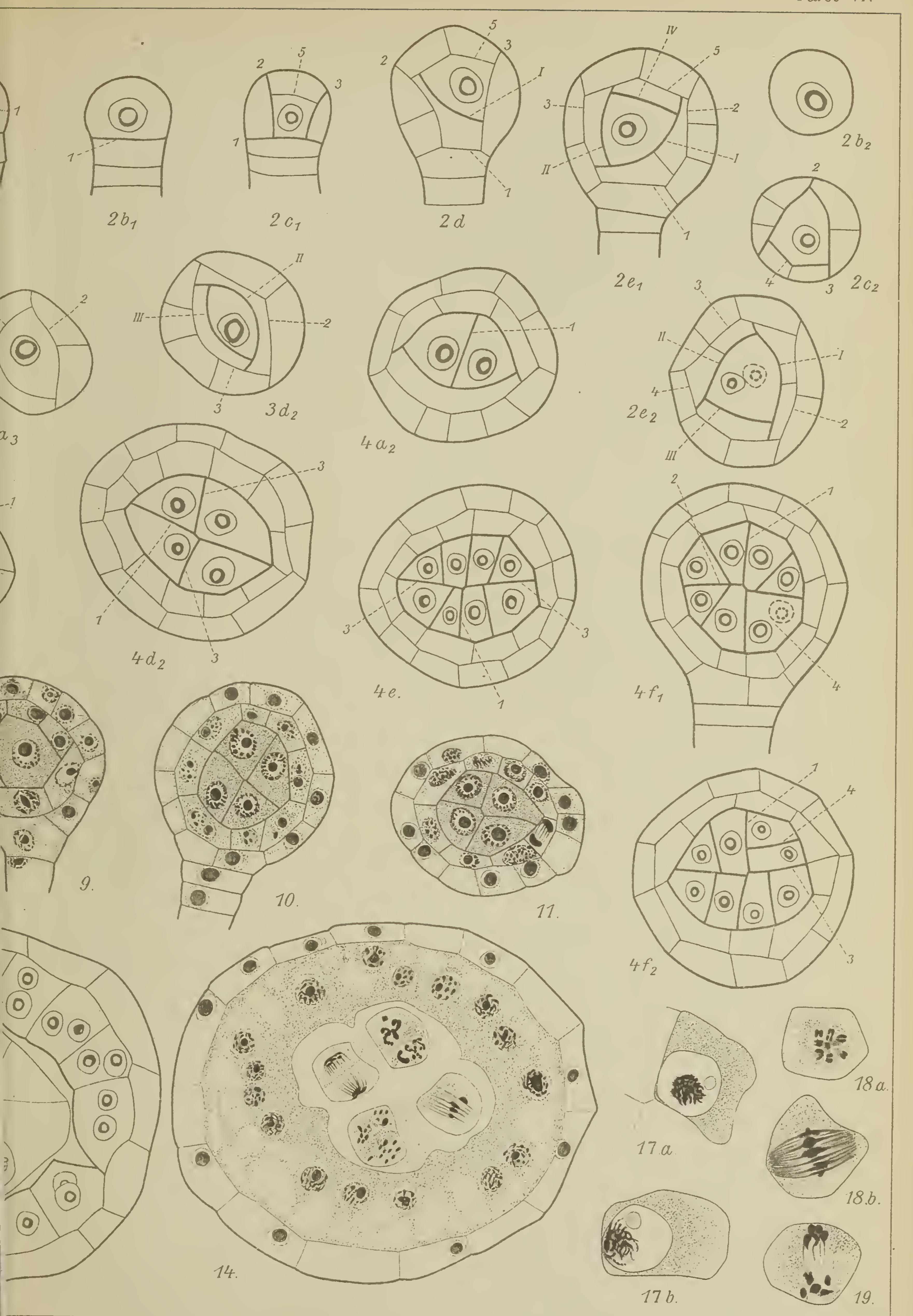
Engler, A. und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil I. Abt. 4. 1902.)

Fitting, H., Bau und Entwicklungsgesch. der Macrosporen von *Isoëtes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. (Botan. Zeitung. LVIII. 1900. Heft VII/IX. p. 107—165. M. Taf. V u. VI.)





Arthur Fundt gez.



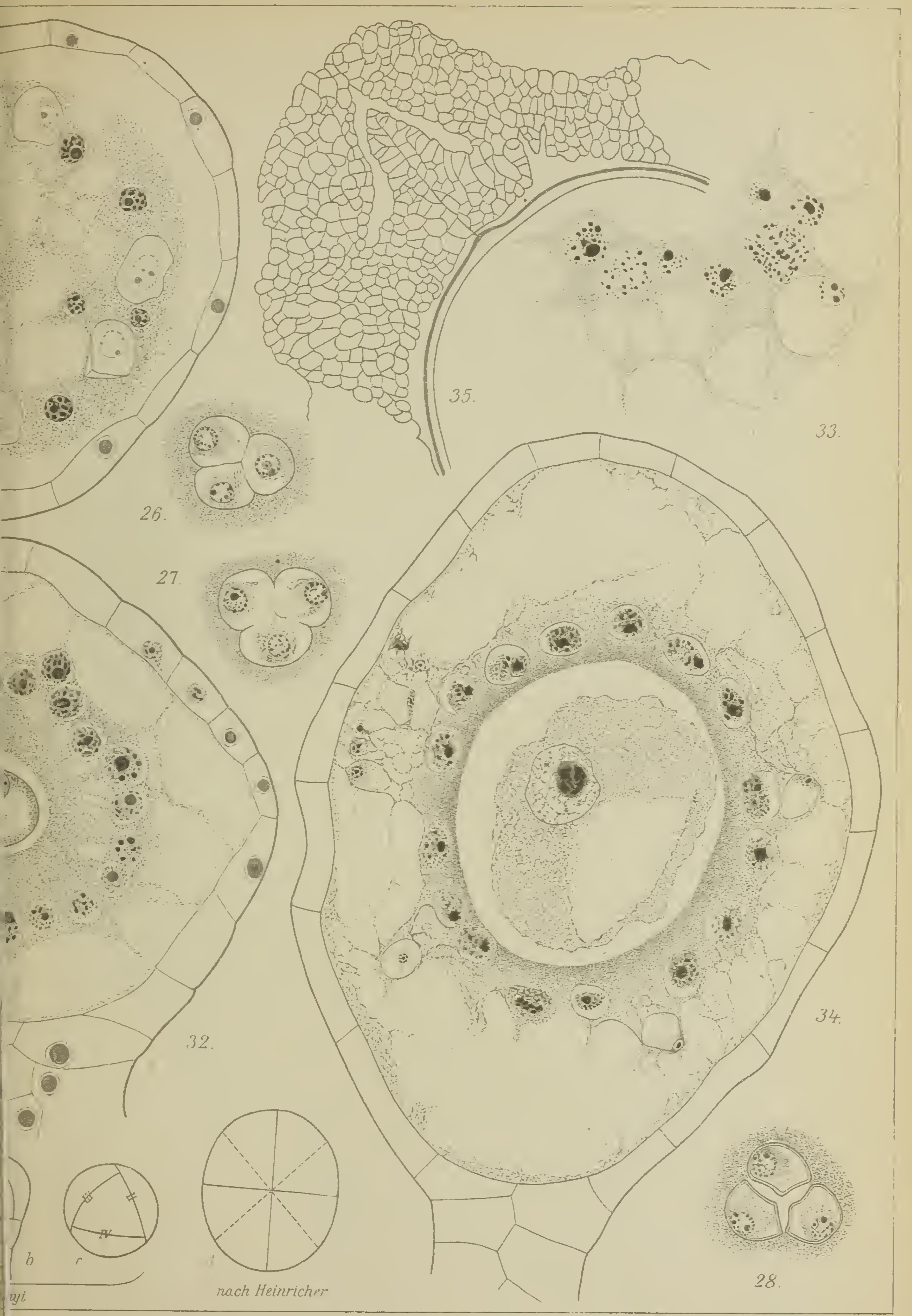
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.







Arthur Kundt gez.



Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

Griffith, W., Über *Azolla* und *Salvinia*. (Calcutta Journal of natural history. 1844. Juli.)

Heinricher, E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der *Salvinia natans* verglichen mit der der übrigen Rhizocarpeen. (Sitzb. der k. Akad. der Wissensch. Bd. LXXXV. 1882. Abt. I. Mai-Heft.)

Hofmeister, W., Vergleich. Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Koniferen. Leipzig 1851.

Juranyi, L., Über die Entwicklung der Sporangien und Sporen der *Salvinia natans*. Berlin 1873.

Lindman, C. A. M., *Regnellidium* novum genus *Marsiliacearum*. (Arkiv för Botanik. Bd. III. 1904.)

Mettenius, De *Salvinia*. Frankfurt a. M. 1845.

— Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M. 1846.

Pfeiffer, W. M., Differentiation of Sporocarps in *Azolla*. (Botanical Gazette. 44. 1907. 2.)

Prantl, K., Zur Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von *Salvinia natans*. (Botan. Zeitung. 1879. No. 27.)

Pringsheim, Zur Morphologie der *Salvinia natans*. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. 1863.)

Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. Petersburg 1872.

Scott, D. H., Studies in Fossil Botany. 2. Edit. London 1908.

Strasburger, Ed., Über *Azolla*. Jena 1873.

— Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.

— Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge. Heft II. Jena 1889.

— Das botanische Praktikum. 3. Aufl. Jena 1897.

Über viergliedrige Blüten bei Hyacinthus orientalis L.

Von

Hugo Fischer, Berlin.

An einem käuflich erworbenen weißblühenden Exemplar der Hyazinthe fielen mir zwei Blüten, die untersten ihrer Traube, durch vermehrte Zahl der Blumenblätter auf. Die unterste war, wie sich bei näherer Betrachtung zeigte, rein vierzählig gebaut: P 4 + 4, A 4 + 4, G (4). Dagegen hatte die obere Blüte zwar im äußeren Kreis 4, im inneren aber nur 3 Blumenblätter, ohne jede Andeutung eines vierten, dazu 4 + 4 Antheren und 4 Karpelle. Einen seltsamen Eindruck machte es, daß dasjenige Staubgefäß, das über der Stelle des ausgefallenen Perigonblattes stand, aus dem Konnektiv heraus, über den normal-fertilen Pollenfächern, ein etwa 2 mm langes, 0,8 mm breites Anhängsel von weißer Farbe und petaloïdem Charakter entwickelt hatte — fast als wollte die Pflanze das fehlgeschlagene Petalum auf diese Weise ersetzen. Nach der Sachsschen Hypothese von den organbildenden Stoffen — welcher ich mich nach dieser Richtung nicht anschließen kann vergl. Flora, Bd. 94, 1905, S. 486 — könnte man annehmen, es sei die „petalogene Substanz" versehentlich an die falsche Stelle gelangt.

Wenn ich des Falles hier Erwähnung tue, so geschieht es nicht, um diese abnorm entwickelte Anthere, oder um die sicher schon oft beobachteten vierzähligen Blüten zu beschreiben, sondern weil er mir ein brauchbarer Beleg für die a. a. O. und weiter in Flora, Bd. 98, 1908, S. 387 entwickelte Theorie zu sein scheint, wonach die Üppigkeit der Blütenbildung auf erhöhte Nahrungszufuhr bestimmter Art zurückzuführen ist. Freilich beweist der vorliegende Fall, weil nur am fertigen Exemplar beobachtet, nicht experimentell herbeigeführt, nichts für die dort betonte Einseitigkeit bezüglich Kohlenhydrat-Ernährung. Die Tatsache aber, daß nur die beiden untersten Blüten der Traube vierzählig, alle übrigen normal dreizählig waren, paßt durchaus zu dem, was ich damals

über die Linaria-Pelorien schrieb: daß an den nicht rein pelorischen Stöcken die Zahl der Sporne stets an der Basis der Traube am größten ist und nach oben nur ab-, niemals aber zunimmt (soweit meine Beobachtungen reichen). Das deutet auf einen gewissen Nahrungs- (Kohlenhydrat?) Überschuß als Ursache der Vielspornigkeit, welche letztere Eigenschaft schrittweise zurückgeht, je mehr der Überschuß verbraucht wird. Auch hier ging ja, von unten angefangen, die Zahl der Perigonblätter von 8 über 7 auf 6 zurück.

Bei den pelorischen Leinkräutern lag der Rückschluß auf eine direkte Wirkung der Kohlenstoffassimilation ja sehr nahe, wegen der abnormen Vegetationsbedingungen: einmal der außergewöhnlich regenarme und sonnenscheinreiche Sommer, im andern Fall der ausgesucht trockene Standort. Für die beschriebene Hyazinthen-Abnormität ist der gleiche Schluß allerdings nicht eben zwingend, aber keineswegs unwahrscheinlich.

Wider den Kernpunkt meiner Theorie, die Ergänzung der Kausalfolge:

Lichtwirkung ⤞ Blütenbildung, zu:
Lichtwirkung ⤞ Kohlenstoffassimilation ⤞ Blütenbildung

sind ja anfangs Zweifel und Bedenken geäußert worden. Dieselben dürften eine starke Erschütterung erfahren haben durch die Feststellung von Klebs, daß tatsächlich, wie nach der Theorie zu erwarten war, seine Versuchspflanzen, *Sedum* und *Sempervirum*, eine sehr deutliche Beziehung zwischen Zuckergehalt und Blühbarkeit erkennen ließen. (Studien über die Variation. Archiv f. Entwicklmech. Bd. 24, 1907, S. 105 ff. und „Üb. d. Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervirum*. Sitzber. Heidelberger Akad. d. W. Math.-naturw. Kl. 1909, H. 5, S. 9 ff.) Weitere Beweise für die Richtigkeit der Anschauung könnte man zur Not entbehren, zumal ja auch schon die erste Arbeit von Loew in Flora 1905 solche Zuckerbestimmungen enthielt; ferneres Verfolgen der bezüglichen Erscheinungen in recht vielfach abgeänderten Versuchsbedingungen wäre jedoch sehr zu wünschen, namentlich auch in Rücksicht auf die Interessen der praktischen Pflanzenkultur.

Wasserkulturen von Farnprothallien, mit Bemerkungen über die Bedingungen der Sporenkeimung.

Von

Hugo Fischer, Berlin.

Daß man Farnsporen auch auf Nährlösung statt auf festem Substrat keimen lassen kann, ist keinesfalls etwas neues. Größtenteils wird aber doch die Kultur auf festen Substraten bevorzugt. Unter diesen spielt der sicherlich sehr geeignete Torf die Hauptrolle, daneben kommen feuchter Sand, Tonplatten oder Topfscherben, wohl auch Gipsplatten zur Verwendung; letztere scheinen sich freilich nur für wenige Arten zu eignen, wohl infolge des Gehaltes an Calcium. Wegen der leichteren Kontrollierbarkeit hat man selbstredend meistens dann flüssige Nährböden angewendet, wenn speziell die Beobachtung der Keimung in ihren Einzelheiten, in ihren Abhängigkeiten u. s. w. studiert werden sollte. Bei geeigneter Versuchsanordnung kann man aber nicht nur die Vorkeime bis zur vollen Reife auf Nährlösung kultivieren, sondern auch die Keimpflänzchen bis zur Höhe von mehreren Zentimetern heranzüchten, bis dann doch, zur weiteren Pflege, die Umpflanzung in Blumentöpfe anzuraten ist.

Die Absicht der folgenden Zeilen ist es, die Vorzüge der Wasserkulturmethode allgemein bekannt zu machen. Gute Resultate habe ich mittels derselben schon vor Jahren, dann neuerdings wieder erzielt; ich benutzte früher die Pfeffersche Nährlösung, in neuerer Zeit die „stickstoffreie Minerallösung von Arthur Meyer", d. i. K_2HPO_4 0,1 %, $MgSO_4$ 0,03 %, $CaCl_2$ 0,01 %, NaCl 0,01 %, Fe_2Cl_6 0,001 %; den Mangel an Stickstoff ergänze ich durch Beigabe von 0,1 % $NH_4 . NO_3$.

Die Vorzüge der Wasserkulturmethode beruhen nun auf folgendem:

Zunächst hat man es hierbei mehr als bei dem chemisch schwer definierbaren Torf in der Hand, die Zusammensetzung des Substrates zu regeln, was freilich bei Ton und Sand ebenfalls

möglich ist. Daß das aber keineswegs gleichgiltig ist, lehrte mich folgender Fall: In meinem Aufsatz über *Aspidium remotum* A. Br. (in Ber. D. Bot. Ges. Bd. 27, 1909, S. 495) habe ich mitgeteilt, daß es mir bei mehrerlei Sporenmaterial nicht gelungen sei, eine Keimung zu erzielen. Von zweien der dort erwähnten Sporenproben ist nun später die Keimung doch noch geglückt und zwar dadurch, daß ich jene Nährlösung mit KH_2PO_4 statt mit K_2HPO_4 ansetzte. Auf dieser sehr schwach sauer reagierenden Flüssigkeit keimten, nachdem sie auf der basischen Lösung, sowie auf Torf und auf einer Torf-Erde-Mischung versagt hatten, die Sporen des einen Stockes von *Nephrodium remotum*, der, von der „Schlucht" in den Vogesen in den Dahlemer Botanischen Garten verpflanzt, schon im ersten Jahre darauf fruktifiziert hatte, und die Sporen des a. a. O. erwähnten Exemplares von *Athyrium Filix femina* von Allenbach am Idarwald. Dagegen haben auch weiterhin versagt: die an der Schlucht selbst gesammelten Sporen von *N. remotum*, von *N. Filix mas* var. *paleaceum*, und die allerdings bereits 7 Jahre alten Sporen des *N. spinulosum collino Moore simile* vom Hohen Venn; deren Alter aber an sich kein Hindernis sein sollte (vergl. unten).

Gute Keimung, rund 30 z. Z. noch sehr kleine Prothallien, habe ich aber u. a. erzielt an dem so selten einigermaßen normal fruktifizierenden und dann häufig, bei äußerlich zum Teil normal aussehenden Sporen, doch meist nicht keimfähigen *Asplenum germanicum* (das Material stammte von Hain im Riesengebirge, im August 1909 von mir gesammelt), das mir auf anderen Substraten, auf Torf, auf Torf-Erde-Gemisch, auch auf der entsprechenden, mit K_2HPO_4 angesetzten Nährlösung nicht hatte keimen wollen.

Zur Kultur auf Nährlösung eignen sich natürlich Gefäße aller Art; wählt man solche aus Glas, etwa Erlenmeyerkolben oder Pulvergläser mit Watteverschluß, oder Petrischalen oder dergl., so kann man, bei beschränkten Platzverhältnissen, auf engem Raum eine große Zahl von Kulturen hinter- oder übereinander aufstellen, ohne daß sie sich mehr als gut ist des Lichtes berauben; in bezug auf dieses sind die Farnprothallien recht anspruchslos.

Von vornherein ist die Wasserkultur sauberer als die auf Torf oder Sand; letztere kann dann recht störende Folgeerscheinungen haben, wenn die Vorkeime mikroskopisch untersucht oder für Mikrotomschnitte verwendet werden sollen. Schon beim einfachen Betrachten, das naturgemäß die Unterseite berücksichtigen wird, sind anhaftende Torf- und Sandpartikelchen oft recht störend; beim Schneiden mit dem Mikrotom kann aber bekanntlich das kleinste Sandkörnchen die schönste Klinge verderben. Dergleichen Schwierigkeiten fallen bei der Wasserkultur vollständig fort.

Sehr verringert ist — und das empfiehlt sich für alle die, die wie Verfasser nicht alle Tage ihre Kulturen durchsehen können — die Gefahr des Austrocknens; selbst wenn man die Flüssigkeitsschicht nur wenige Millimeter hoch wählt, hält sie doch viele Wochen lang vor. Natürlich darf man die Nährlösung auch nicht soweit eindunsten lassen, daß sich an den Vorkeimen Plasmolyse

einstellt. Zu hohe Schicht empfiehlt sich nicht wegen der Gefahr des Untersinkens. Zwar schwimmen die Sporen stets lange Zeit auf der Oberfläche, nicht nur die mit lufthaltigen Episporfalten, wie Aspidien, Asplenien etc., sondern auch die kein Epispor bezw. keine Lufträume besitzenden von *Polypodium, Pteris, Ceratopteris* etc.; zum Schwimmen befähigt sie wohl, neben der Oberflächenspannung, auch ihr durch reichen Ölgehalt verringertes spezifisches Gewicht. Zwar sinkt auch stets ein Teil der Sporen unter, auch von den ersteren mit faltig abgehobenem Epispor; dieses zerbröckelt nämlich, wenn es erst einmal trocken geworden, hier und da, und dann wird naturgemäß in die engen Hohlräumchen Wasser kapillar eingesogen; auch junge Prothallien sinken oft auf den Grund. Kultiviert man dann in hoher Schicht, so erhält man die abnorm ausgebildeten, lappig-verzweigten Formen, wie sie von Goebel und seiner Schule beschrieben worden sind. Die abnormen Wachstumsverhältnisse auf dem Grunde der Flüssigkeit dürften sich durch den erschwerten Gasaustausch erklären. Wie man Bakterien in hoher Schicht sauerstoffrei kultivieren kann, weil der Sauerstoff der Luft schon in den oberen Flüssigkeitsschichten zurückgehalten wird, so scheint es — was noch nachzuprüfen wäre — hier der erschwerte Zutritt der atmosphärischen Kohlensäure zu sein, der die abnorme Gestaltsveränderung, als sichtbaren Ausdruck mangelhafter Ernährung, verursacht. Die so entstehenden Formen, vielfach gelappt, ohne Herzform und ohne Mittelrippe (auch bei solchen Farnarten, wo diese Ausbildung sonst normal ist), sind also als pathologische Bildungen, entstanden durch „Kohlensäure-Etiolement", aufzufassen.

Ein eigenartiges Gebilde solcher Art habe ich früher einmal von *Asplenum Serra* Langsd. erhalten; das unter einer etwa 6 cm hohen Wasserschicht, im Reagenzglase gewachsene Prothallium bestand aus einem einschichtigen, spatelförmigen Lappen, aus dessen Rand sechs ebensolche, annähernd gleichgroße Lappen hervorsproßten. Fast noch merkwürdiger war, was sich an diesem Objekt zutrug, nachdem ich es auf ein Stück Torf in Glasschale übertragen hatte: die sechs sekundären Prothallien wuchsen bis an die Ränder des Torfstückes nach allen Seiten auseinander, nach rückwärts absterbend, so daß sechs voneinander getrennte Vorkeime entstanden, die Archegonien, aber (? mangels Antheridien) keine Keimpflänzchen hervorbrachten und nach und nach zu Grunde gingen.

In hoher Schicht, sobald dieselbe mehrere Zentimeter übersteigt, zumal wenn man nicht durch Umschütteln Luft hinzubringt, wird die Keimung erschwert, dieses wohl aus Mangel an Sauerstoff. Der typische Wasserfarn *Ceratopteris thalictroides* Brogn. jedoch keimt auch unter Wasser ausgezeichnet, obwohl auch seine Sporen sich lange schwimmend an der Oberfläche halten können.

Ein nicht geringer Vorzug der Wasserkultur ist weiterhin folgender: Man kennt selten im Voraus den Grad der Keimfähigkeit des gesammelten Sporenmateriales. Die Mehrzahl der Sporen scheint einer mehrere Wochen oder Monate langen Ruheperiode zu bedürfen, während deren die Sporen wohl meistens (ob bei allen? — vielleicht

verhalten sich Wasser- und Sumpffarne abweichend) am besten trocken aufbewahrt werden. Erst nach Ablauf dieser Zeit wird die volle Keimkraft erreicht, um sich eine Zeit lang konstant zu halten und allmählich abzunehmen (vgl. u.). Hat man nun Sporen von geschwächter Keimkraft in zu geringer Zahl ausgesät, dann erhält man leicht weniger Vorkeime, als man wünscht oder braucht. Sind dagegen vollkräftige Sporen auf festes Substrat zu reichlich ausgestreut, so drohen die schädlichen Folgen der Dichtsaat: bandförmige ameristische Prothallien, die spät oder gar nicht Sexualorgane produzieren, also zum Studium der normalen Fortpflanzung, einschl. Fragen der Vererbung etc., entschieden ungeeignet sind; dem vorzubeugen, muß man sich der langweiligen Arbeit des Ausrupfens unterziehen. Flüssigkeits-Kulturen hingegen kann man so dicht als man will besäen; tritt dann reichliche Keimung ein, so kann man die Kultur wie irgend eine zu konzentrierte Lösung nach Belieben „verdünnen"; man überträgt eine oder einige Platinösen oder dgl. in frische Nährlösung und verteilt sie darin durch kräftiges Schütteln; das letztere tut ihrer Weiterentwicklung keinerlei Eintrag. Selbstredend kann man auch jederzeit die Wasserkultur durch einfaches Ausgießen auf Torf, Sand etc. übertragen.

Andererseits ist es, wie schon bemerkt, sehr wohl angängig, die Zuchten bis zu recht stattlichen Keimpflänzchen weiter auf Nährlösung wachsen zu lassen. So habe ich den apogam erzeugten Nachwuchs von *Nephrodium remotum* A. Br. (vgl. l. c. in Ber. D. Bot. Ges. 1909) bis zu 3—4 cm hohen Wedelchen auf Nährlösung in Erlenmeyerkolben herangezüchtet und ihn erst dann in Blumentöpfe übergepflanzt. An den jungen Farnpflänzchen hat nun die Wasserkultur eine interessante Folgeerscheinung gezeitigt, die aber die Entwicklung derselben nicht beeinträchtigt: das Wurzelsystem bleibt in der Ausbildung auffallend zurück, es entstehen nur eine oder wenige, nicht verzweigte Wurzeln. Bringt man solche Pflänzchen dann in Torf oder in Gartenerde, so findet in kurzer Zeit ausgiebige Wurzelbildung, einschließlich Verzweigung derselben statt.

Über die Keimungsbedingungen der Farnsporen ist, abgesehen von den physikalischen Einwirkungen von Licht und Temperatur, wenig bekannt. Die oben mitgeteilten Beobachtungen lehren uns, daß selbst an sich unbedeutend erscheinende Änderungen der chemischen oder, wie ich sie nennen möchte, der Substratbedingungen von sehr wesentlichem Einfluß auf Keimen oder Nichtkeimen sein können. Es liegt die Tatsache vor, daß ein gegebenes Sporenmaterial auf den sonst für Farnaussaaten üblichen Medien, oder in ganz normal zusammengesetzter Nährlösung die Keimung gänzlich versagt, aber glatt und reichlich keimt, wenn ihm eine nur wenig veränderte Nährlösung geboten wird. Es hat somit den Anschein, als ob namentlich geringe Schwankungen in der Reaktion der Nährlösung von Einfluß sein könnten, in dem Sinne, daß selbst eine in ihrer Keimkraft schon geschwächte Sporenprobe durch richtige Auswahl in der Zusammensetzung, speziell der Reaktion der Nährflüssigkeit, doch noch zum Keimen gebracht werden könnte. Letztere

Frage weiter experimentell auszubauen, wird mir meine sehr knappe Zeit schwerlich erlauben; es mußte mir aber daran gelegen sein, mein Sporenmaterial, wenn irgend möglich, zur Keimung anzureizen für meine auf Fragen der Fortpflanzung, Variation, Vererbung und Bastadierung der Farne gerichteten Arbeiten, welche ich so schon nur stark „nebenher", wenn überhaupt, durchzuführen in der Lage bin.

Eine Versuchsreihe, die ich in dieser Richtung angestellt (in Anlehnung an die Arbeit von Alfred Fischer: „Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 25, 1907, 108), bestand darin, daß ich die Sporen von acht verschiedenen Farnspezies, die unter normalen Bedingungen nicht hatten keimen wollen, in sehr schwach sauer bezw. alkalisch reagierende Nährlösung brachte, die Reaktion jederseits in vierfach abgestufter Stärke. Der Erfolg war jedoch gänzlich negativ, indem leider auch hier keine Keimung eintrat, obwohl mein Sporenmaterial keineswegs besonders alt war, z. T. sogar erst im vorigen Jahre gesammelt. Es gibt gerade unter den mitteleuropäischen Farnen einige, deren Sporenkeimung wohl an ganz besondere Bedingungen geknüpft sein muß, denn es hat mir noch auf keinem Wege gelingen wollen, dieselben zum Keimen zu bringen; es sind dies *Blechnum Spicant, Nephrodium montanum (Oreopteris), Allosorus crispus.* Gerade solche Mißerfolge reizen natürlich dazu an, ihren Ursachen nachzuspüren.

Man könnte für *Allosorus crispus* auf die Vermutung kommen, daß seine Sporen die Keimfähigkeit überhaupt eingebüßt hätten, oder doch nur noch in geringem Maße besäßen. Darauf könnte die geringe Verbreitung dieses Farns vielleicht schließen lassen. Die außerhalb des Hochgebirges sehr wohl existenzfähige, aber doch höchst seltene Pflanze fand ich im August 1903 in einem schönen Bestand an Schieferfelsen des Perlenbachtales, in nur etwa 450 Meter Meereshöhe, oberhalb Montjoie in der westlichen Rheinprovinz; es war aber nur eine kleine Gruppe von Felsen damit besetzt, talauf und talab konnte ich trotz eifrigen Kletterns und Suchens keine Spur mehr davon auffinden. Doch ist die Pflanze von einigen wenigen Stellen der Ardennen angegeben. Diese Standorte wird man wohl am besten als Relikte auffassen; eine erfolgreiche Aussäung in neuerer Zeit scheint nicht stattgefunden zu haben, obwohl ich aus eigner Anschauung versichern kann, daß an dem erstgenannten Standort reichliche Gelegenheit wäre; das Tal ist sehr felsig, die Formation dabei durchaus einartig, ein höchst kalkarmes, der kambrischen Zone angehöriges Tonschiefergebirge. Die geringe Verbreitung des *Allosorus* dürfte also wohl an inneren Ursachen liegen.

Die Möglichkeit der Sterilität, trotz reichlicher Sporenbildung, ist somit nicht ausgeschlossen. Sie ist aber sicherlich nicht vorhanden für die beiden andern genannten Arten, *Blechnum Spicant* und *Nephrodium montanum.* Beide sind an geeigneten Stellen so verbreitet und so oft in ganz jungen Exemplaren anzutreffen, daß die Sporen unbedingt als keimfähig gelten müssen; es fragt sich

nur, unter welchen Bedingungen. Der Phantasie ist ja hier reicher Spielraum gelassen: Die Sporen können entweder nur ganz frisch oder umgekehrt, erst nach sehr langer Zeit zur Keimung schreiten, sie können einer Frostwirkung bedürfen, um keimfähig zu werden, usw. Beide Arten sind auch in der Gartenkultur schwierig zu halten; vielleicht, daß für ihr Wachstum wie für die Sporenkeimung ganz besondere Bedingungen erfüllt sein müssen, die wir genauer noch nicht kennen.

Von welchem Zeitpunkt an Sporen der Farne keimfähig sind, und wie lange dann die Keimfähigkeit anhält, darüber läßt sich ja natürlich nichts allgemeingültiges sagen; hier sind die verschiedenen Spezies von sehr unterschiedlichem Verhalten. Unter günstigen Bedingungen hält die Lebensdauer trockenen Sporenmateriales jahrelang an. Das oben erwähnte Prothallium von *Asplenium Serra* entstammte einer Aussaat von Herbarmaterial; die Pflanze war laut Etiquette vor achtundvierzig Jahren eingelegt worden! Neuerdings habe ich Sporen von *Ceratopteris thalictroides* zur Keimung gebracht, die ich vor fast zwanzig Jahren im Breslauer Botanischen Garten gesammelt. Guter Abschluß, namentlich Schutz vor großen Unterschieden in der Feuchtigkeit, vermutlich auch vor der schädlichen Einwirkung des Leuchtgases und seiner Verunreinigungen, scheint wesentlich für die Erhaltung zu sein. Doch gibt es erfahrungsgemäß Farnsporen von sehr kurzer Keimdauer, so die von *Osmunda* und *Todea*.

Die Keimfähigkeit kann aber andrerseits schon ganz kurz nach dem Ausstreuen der Sporen in Erscheinung treten; Sporen von *Athyrium Filix femina*, die ich am 17. Juni d. J. geerntet und bereits am 24. Juni auf Nährlösung ausgesät, keimten schon kurz darauf, z. T. schon in der ersten Woche, wenn auch in geringer Zahl. Daß aber ausgesäte Sporen in der gleichen Kultur bezüglich der Keimung um Monate differieren können, habe ich verschiedentlich auch an älterem Material, an *Nephrodium remotum, Asplenum Trichomanes* (letzteres sechs Jahre alt) u. a. beobachtet, während z. B. Sporen von *Asplenum lanceolatum* (das Material hatte mir Herr Apothekenbesitzer Walter, Zabern i. E., freundlichst zugesandt), fast alle gleichzeitig keimten.

Licht- und Dunkelkeimung bei Farnsporen.

Von

Hugo Fischer, Berlin.

Mit 2 Textfiguren.

Über die Frage, ob und welche Farnarten imstande sind, ihre Sporen im Dunkeln keimen zu lassen, bestehen recht merkwürdige Widersprüche, von denen noch nicht feststeht, ob sie durch besondere Kulturbedingungen, durch Verschiedenheit des von den verschiedenen Autoren benützten Materials, oder vielleicht auch durch Ungenauigkeit der Beobachtung (ev. zu frühzeitiges Abbrechen der Versuche?), oder durch was sonst zu erklären sein mögen. Zusammengestellt finden sich einige dieser widersprechenden Angaben bei N. Schulz, S. 82 ff. Jedenfalls war Burgerstein im Unrecht, wenn er (1) kategorisch behauptete: „Die Sporen der Farne keimen nur im Lichte." Denn die Tatsache wenigstens, daß *Ceratopteris talictroïdes* seine Sporen sehr wohl auch im Dunkeln keimen läßt, war mir schon im Jahre 1902 vom Hörensagen bekannt, und ich konnte sie erneut experimentell bestätigen. Für die Ophioglosseen hatte schon Hoffmeister Dunkelkeimung festgestellt.

Von anderen Sporen hat Schulz (a. a. O.) in keinem Falle Keimung im Dunkeln beobachtet, wohl aber berichtet Laage (3) über eine Reihe von Farnen, die im Dunkeln keimen, wenngleich langsamer und im geringeren Prozentsatz als im Licht; im ersteren Fall konnten gewisse chemische Reizmittel, besonders organische Eisensalze (Ferr.-Ammon.-Citrat, Ferr.-Kal.- und Natr.-Tartrat) auf die Keimung sehr förderlich einwirken. Freilich versteht Laage unter „Keimung" nur das Sprengen der Exospors unter Vorwölbung des von dem Endospor umhüllten Inhaltes, das ist (wie auch Burgerstein (2) mit den Worten: „Ob man in solchem Falle von einer Keimung reden könne, mag dahingestellt bleiben," andeutet) wohl keine ganz korrekte Bezeichnung. Man kann sich sehr wohl denken, daß irgend welche quellende Mittel die Sprengung des Exospors bewirken, dabei aber gleichzeitig die lebende Substanz

der Spore derart schädigen, daß gerade dadurch eine normale Keimung, d. h. Prothallienbildung ausgeschlossen wird. Wegen seiner eigenartigen Auffassung vom Begriff der Keimung sind darum auch die Angaben Laages bezüglich der nachbenannten Farne, bei denen Dunkelkeimung vorkommen soll, nur mit Vorsicht zu gebrauchen: *Pteridium aquilinum, Scolopendrium vulgare;* schwächer *Nephrodium Filix mas, N. Dryopteris, Pteris cretica;* vereinzelt *N. spinulosum, Polystichum aculeatum, Balantium antarcticum.* Bei Laage und bei Burgerstein (1), welch letzterer nur negative Befunde feststellen konnte, s. ein Verzeichnis solcher Arten, welche im Dunkeln nicht zu keimen vermögen. Unter den von letzteren geprüften 18 Spezies befindet sich auch *Osmunda regalis,* für welche Laage Dunkelkeimung, allerdings nur in dem Sinne von Sprengung des Exospors angibt. Woraus also wohl folgen dürfte, daß zwischen dieser und einer wirklichen Keimung ein beträchtlicher Unterschied besteht.

Einen weiteren Fall von Dunkelkeimung konnte ich neuerdings bei einer der verbreitetsten Farnspezies, bei *Polypodium vulgare,* feststellen: Mein im August 1909 am Moltkefelsen im



Sporen von *Polypodium vulgare* 33 Tage nach der Aussaat.
a dunkel. *b* hell. Vergr. 95/1.

Riesengebirge gesammeltes Material keimte im Dunkeln mindestens ebensogut als im Licht; eine scheinbare Steigerung der Keimzahl durch die Dunkelheit rührte wohl daher, daß ich die Dunkelkultur im Thermostaten bei 25° C, die Parallelkultur im Tageslicht bei Zimmertemperatur, also etwas kühler, gehalten hatte. Für eine absolut exakte Vergleichung fehlte es mir an der nötigen Apparatur. Die Keimung war schon in der Mitte der zweiten Woche soweit vorgeschritten, um bei schwacher Mikroskopvergrößerung deutlich aufzufallen.

Sehr charakteristisch verschieden war aber das Aussehen der bis fast fünf Wochen im dunkeln Thermostaten belassenen Prothallien von ihren im Licht kultivierten Geschwistern: Obwohl chlorophyllgrün, mußte man erstere doch als „etioliert" bezeichnen. Während (vergl. die Abbildungen) die belichteten Vorkeime, von genau gleichem Alter, erst eine wenig vorquellende, fast kugelrunde Zelle und eine ganz kurze Rhizoidanlage erkennen ließen, besaßen die in Dunkelheit erzogenen Exemplare schon mehrere, bis zu drei, langgestreckte Zellen und ein einzelliges, aber ziemlich langes Rhizoid.

Während für die Samen der Blütenpflanzen sehr verwickelte Verhältnisse bestehen, indem hier Belichtung, dort Verdunkelung

die Keimung entweder beschleunigt oder verzögert bezw. ganz verhindert (vergl. Kinzel, W., Lichtkeimung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 27, 1909, 536; daselbst die ältere Literatur) ist bis jetzt für Farn- und Moossporen wohl noch kein Fall bekannt, in welchem die Keimung durch Dunkelheit begünstigt würde; sie kann nur bei bestimmten Arten „auch" im Dunkeln stattfinden.

Literatur.

1. Burgerstein, A., Keimen Farnsporen bei Lichtabschluß? (Wiener Illustr. Garten-Ztg. 26. 1901. p. 92—93.)
2. — Einfluß des Lichtes verschiedener Brechbarkeit auf die Bildung von Farnprothallien. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 26a. 1908. p. 449.)
3. Laage, A., Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. 21. 1907. p. 76.)
4. Schulz, N., Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Schachtelhalme. (Ibid. 11. 1902. p. 81.)

Zur Kenntnis der Stoffwechselprozesse in reifenden Samen.

Erste Mitteilung: Über den Umsatz der Stickstoffverbindungen.

Von

W. Zaleski.

Aus dem pflanzenphysiologischen Laboratorium der Universität Charkow.

Im Organismus setzt sich der Stoffwechsel aus zwei entgegengesetzten Prozessen, dem Aufbau und Abbau, zusammen. Obgleich diese Prozesse gleichzeitig vor sich gehen, so werden doch verschiedene Perioden des Lebens des Organismus und seiner Organe durch das Vorherrschen des einen oder des anderen dieser Prozesse charakterisiert. Diese Verschiedenheit im Charakter der chemischen Prozesse tritt scharf in dem Samen während der Keimung und Reifung hervor. Während der Keimung der Samen dominieren hydrolytische Prozesse, durch die komplizierte Verbindungen in einfachere und leichter lösliche übergehen. Beim Reifen der Samen hingegen beobachten wir das Vorherrschen der Kondensationsprozesse, durch die sich die Verbindungen mit einem größeren Molekulargewicht bilden, wobei diese Stoffe sich meistenteils in unlöslicher Form ablagern.

Die Untersuchung der chemischen Umwandlungen in den reifenden Samen gibt uns die Möglichkeit, die Aufbauprozesse einiger Stoffe in den Pflanzen näher zu studieren; leider haben wir, was diese Frage anbelangt, bis jetzt nur ein unvollständiges Material.

Es ist der Zweck vorliegender Arbeit, nur jene Resultate mitzuteilen, die ich beim Studium der Stickstoffumwandlung in reifenden Samen erhalten habe, da die schon begonnenen Untersuchungen über den Umsatz anderer Stoffe (Phosphorverbindungen, Kohlenhydrate und Fette) noch nicht zum Abschluß gekommen sind.

Hornberger[1]) und Emmerling[2]) waren die ersten, die gezeigt haben, daß beim Reifen der Samen Hand in Hand mit der

[1]) Hornberger, Landw. Jahrb. Bd. 21; Landw. Versuchsstat. Bd. 31.
[2]) Emmerling, Landw. Versuchsstat. Bd. 24. 34. 54.

fortschreitenden Zunahme von Eiweißstoffen eine stetige Abnahme von anderen nicht eiweißartigen Stickstoffverbindungen vor sich geht. Diese Stickstoffverbindungen werden nach Emmerling in reifende Samen aus anderen Organen der Pflanze transportiert und dort zur Eiweißbildung verbraucht. So zeigte Emmerling, daß beim Reifen der Samen von *Vicia Faba* die Menge der Amidosäuren und Amide sich parallel der Vermehrung der Eiweißstoffe vermindert. Außerdem beobachtete der Verfasser die Abnahme organischer Basen in den frühesten Stadien der Reifung. Hier ist jedoch zu bemerken, daß Emmerling unter organischen Basen überhaupt alle nichteiweißartigen Stickstoffverbindungen, Amidosäuren ausgenommen, versteht; infolgedessen kann man auf Grund seiner Analyse keine richtige Vorstellung über den wirklichen Umsatz dieser Verbindungen während der Reifung der Samen bekommen. So hat demnach Emmerling zuerst festgestellt, daß während der Reifung der Samen die Beziehungen zwischen den Eiweißstoffen und den anderen Stickstoffverbindungen sich so verändern, daß die Menge der ersteren zunimmt, die der anderen sich vermindert.

Die Untersuchungen von Emmerling wurden durch die Arbeiten anderer Forscher bestätigt und erweitert. So zeigte Nedokutschajew[1]), daß beim Reifen der Getreidesamen parallel mit der Zunahme von Eiweißstoffen eine Abnahme von anderen nichteiweißartigen Stickstoffverbindungen, wie Amidosäuren, Amiden und organischen Basen vor sich geht. Nach der Meinung des Verfassers gilt das Asparagin als Zwischensubstanz, da seine Quantität beim Reifen der Samen unverändert bleibt. Der Verfasser schließt jedoch die Möglichkeit der Teilnahme des Asparagins an dem Aufbau der Eiweißstoffe im reifenden Samen nicht aus. Außerdem fand Nedokutschajew in den unreifen Getreidesamen Albumosen, deren Quantität beim Reifen sich ebenfalls verringerte. Der Verfasser meint, daß die Albumosen eine Zwischensubstanz bei der Eiweißbildung aus Stikstoffverbindungen darstellen, die in Samen aus den anderen Teilen der Pflanze übergehen. Weiter weist der Verfasser auch darauf hin, daß reife Samen eine bedeutende Menge der nichteiweißartigen Stickstoffverbindungen enthalten, z. B. ungefähr 30 % [2]) im Roggen und 9—13 % beim Hafer.

Weiter beobachtete Wassilieff[3]) beim Reifen verschiedener Samen die Abnahme der nichteiweißartigen Stickstoffverbindungen (Asparagins, Amidosäuren und organischer Basen) gleich der entsprechenden Vermehrung der Menge der Eiweißstoffe. Am meisten verbrauchten sich zur Eiweißbildung Amidosäuren und Asparagin, die Abnahme der Basen war im Gegenteil weniger bedeutend. So enthielten z. B. die unreifen Samen von *Lupinus angustifolius* bis zu 30 % des nichteiweißartigen Stickstoffs, während die Menge des letzteren im reifen Samen nur 7 % beträgt. Weiter fiel im

[1]) Nedokutschajew, Landw. Versuchsstat. Bd. 56 und 58.
[2]) Vom Gesamtstickstoff.
[3]) Wassilieff, Journal f. experiment. Landw. (russisch). Bd. V. 1904.

unreifen Samen derselben Pflanze 14 % des Stickstoffs auf Anteil der Amidosäuren und 9,8 % auf den des Asparagins. Außerdem enthielten die unreifen Samen 6,7 % Stickstoff in Form der organischen Basen. Im Gegenteil enthielten die reifen Samen von *Lupinus* kein Asparagin, sondern nur organische Basen und zwar in der Menge von 5 %. Die unreifen Samen von *Robinia Pseudacacia* enthielten 25 % des nichteiweißartigen Stickstoffs, dessen Hauptanteil und zwar 20 % des Gesamtstickstoffs auf Aminosäuren fiel. Wassilieff hat auch qualitative Untersuchungen der nichteiweißartigen Stickstoffverbindungen ausgeführt, die sich in dem unreifen Samen befinden. Dem Verfasser ist es gelungen, in den unreifen Lupinus- und Robiniasamen Asparagin, Histidin, Arginin und aller Wahrscheinlichkeit nach Phenylalanin und Amidovaleriansäure zu finden. Weiter hat der Verfasser in den Samen von *Lupinus albus* Phenylalanin, allem Anschein nach Aminovaleriansäure, sowie auch Histidin, Arginin und Asparagin nachgewiesen.

Schon früher fanden Bourquelot und Menozzi[1]) in grünen Bohnen Tyrosin und Leucin. Hierauf fand Schulze[2]) in den reifen Samen von *Lupinus luteus* Arginin und in den Samen von *Arachis* Tyrosin, Arginin und Vernin. Schulze und Winterstein[3]) fanden in den unreifen Samen der Zuckererbse Asparagin und Arginin und aus milchreifen Samen von Weizen konnten sie Leucin und eine kleine Menge organischer Basen ausscheiden. Später fand Pfenninger[4]) im unreifen Bohnensamen Tyrosin, Arginin und Verbindungen, die beim Kochen mit verdünnter Salzsäure Ammoniak abspalten. Vor kurzem haben Schulze und Winterstein[5]) aus den unreifen Samen von *Pisum sativum* Asparagin, Glutamin, Tyrosin, Arginin, Histidin, Alloxurbasen und Vernin isoliert; aus milchreifen Weizensamen dagegen konnten sie nur Monsaminosäuren ausscheiden.

Durch die Arbeiten der oben erwähnten Forscher wurde festgestellt, daß während der Reifung der Samen die Vermehrung der Eiweißstoffe und parallel eine Abnahme von anderen Stickstoffverbindungen, wie Amidosäuren, Amiden und Basen stattfindet. Die wahrscheinlichste Erklärung dieser Tatsache war die Voraussetzung, daß aus diesen Verbindungen sich in reifendem Samen Eiweißstoffe bilden. Zu Gunsten dieser Vermutung sprechen auch qualitative Untersuchungen, welche zeigen, daß unreife Samen dieselben Verbindungen enthalten, die als Eiweißspaltungsprodukte in keimenden Samen auftreten. Allein feste Beweise zu Gunsten dieser Vermutung sind bis jetzt noch nicht aufgefunden worden. Mit Recht sagt Czapek[6]): „Die spärlichen Untersuchungen, welche bezüglich der Eiweißbildung in reifenden Samen vorliegen, haben eigentlich nur die eine Tatsache zutage gefördert, daß Amino-

---

[1]) Bourquelot und Menozzi, Ber. d. Deutsch. chem. Ges. Bd. 21. 1888.
[2]) Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 51. 1904.
[3]) Schulze und Winterstein, Landw. Jahrb. Bd. 35. 1906.
[4]) Pfenninger, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 27. 1909.
[5]) Schulze und Winterstein, Zeitschr. f. physiolog. Chem. Bd. 65. 1910.
[6]) Czapek, Biochemie der Pflanzen. Bd. II. p. 187.

säuren im unreifen Samen in größeren Mengen vorkommen und im reifen Samen bis auf geringe Spuren verschwunden sind."

Streng gesagt, ist die Verminderung der nichteiweißartigen Stickstoffverbindungen, die sich in den reifenden Samen befinden, und die Bildung der Eiweißstoffe auf deren Kosten noch nicht erwiesen worden, da die Forscher die absolute Menge der betreffenden Verbindungen nicht bestimmten, sondern nur ihre relative Veränderung in Prozenten der Trockensubstanz oder des Gesamtstickstoffs, welche einer gleichzeitigen quantitativen Veränderung unterworfen sind. Auf diese Weise wurde nur die Veränderung der quantitativen Verhältnisse zwischen den Eiweißstoffen und den anderen Stickstoffverbindungen bestimmt.

In der Tat hat vor kurzem Pfenninger[1]) gezeigt, daß sich während des Reifens der Samen von *Phaseolus vulgaris* nicht nur Eiweißstickstoff, sondern auch Nichteiweißstickstoff vermehrt. So z. B.

100 Samen	Gesamt-N	Eiweiß-N	Nichteiweiß-N
Erstes Stadium	0,0284	0,0204	0,0080
Zweites "	0,3325	0,2858	0,0467
Drittes "	1,903	1,804	0,0989

Denselben Schluß konnte man früher auch aus den Berechnungen von Nedokutschajew ziehen.

Aus der Arbeit Pfenningers ist zu ersehen, daß wir kein Recht zu der Behauptung haben, daß die Eiweißstoffe sich auf Kosten derjenigen nichteiweißartigen Stickstoffverbindungen bilden, welche wir im unreifen Samen finden, da ihre absolute Menge sich während der Reifung nicht vermindert, sondern sogar zunimmt. Es kann sein, daß diese Verbindungen nichts weiter, als Eiweißspaltungsprodukte der unreifen Samen darstellen oder in die Samen einwandern und dort in beiden Fällen keinen Verbrauch zur Eiweißbildung finden.

Die Frage über die Bildungsquelle der Eiweißstoffe in reifendem Samen kann nicht durch die quantitativen Untersuchungen der Samen, die im Zusammenhange mit der Pflanze stehen, gelöst werden, da während des Reifens der Prozeß der Wanderung von Stickstoffverbindungen, deren Natur wir nicht kennen, stattfindet. Auf diese Weise kann auch die Frage über den Verlauf der Eiweißsynthese und die Bedingungen derselben nicht gelöst werden.

Zur Lösung dieser Fragen ist es notwendig, die Einwanderung der Stickstoffverbindungen in reifende Samen zu beseitigen und die Umwandlung derjenigen Stoffe zu untersuchen, welche im gegebenen Moment da sind, das heißt, es muß mit den Samen gearbeitet werden, die von der Pflanze abgetrennt worden sind.

Der erste Versuch in dieser Richtung ist von Johannsen[2]) gemacht worden. Wenn der Verfasser die Eiweißstoffe nicht direkt bestimmt hat, so gelang es ihm doch nachzuweisen, daß zur Zeit der Nachreifung der Samen in denselben eine Abnahme der Stick-

[1]) Pfenninger, l. c.

[2]) Johannsen, cit. nach Just. Bot. Jahresber. Bd. I. 1897.

stoffverbindungen stattfindet, die keinen Niederschlag mit Bleiessig bilden und denen er allgemeine Bezeichnung „Amide“ zukommen läßt.

Zur genaueren Erklärung dieser Frage ist von mir[1]) schon im Jahre 1905 der Versuch gemacht worden, die Umwandlung der Stickstoffverbindungen in dem von der Pflanze abgetrennten Samen zu studieren.

Zu diesen Versuchen bediente ich mich der Erbsensamen, weil dieselben ein recht gleichartiges Material liefern. Die Samen wurden aus den Hülsen genommen und in zwei gleichartige Teile mit einem scharfen Rasiermesser oder Skalpell zerlegt. Das Zerschneiden der Objekte hat den Zweck, die Eiweißsynthese zu befördern oder zu beschleunigen. Darauf wurde eine Portion der Objekte (Kontrollportion) bei 70 % getrocknet, die andere aber mit einer Glasglocke bedeckt und ins Dunkle auf 2—5 Tage gebracht. Unter die Glasglocke wurde ein Gefäß mit Wasser oder konzentrierter Schwefelsäure eingeführt. Im ersteren Falle befanden sich die Objekte im dampfgesättigten Raume, in letzterem aber in trockener Luft, da es apriori als sehr wahrscheinlich erschien, daß der Wasserentzug die Prozesse der Kondensation fördern würde. Nach beendetem Versuche wurde auch diese Portion getrocknet.

Das getrocknete Versuchsmaterial wurde in eine feine Form gebracht und zur Analyse benutzt. Die quantitative Bestimmung des Proteinstickstoffs geschah nach Stutzers Verfahren. Die organischen Basen und Ammoniak wurden mit Phosphorwolframsäure in üblicher Weise gefällt. Der Stickstoff dieser Verbindungen wurde nach Kjeldahl bestimmt. Darauf bestimmte man den Stickstoff der Amide nach Sachses Methode. Die auf andere Stickstoffverbindungen fallende Stickstoffmenge wurde aus der Differenz bestimmt. In einigen Versuchen wurden die Eiweißstoffe durch Tannin, Uranacetat und Zinnchlorür zur Kontrolle der Methode Stutzers ausgefüllt und dann diese Fällungen ebenfalls zur Stickstoffbestimmung benutzt. Der Stickstoff aller Verbindungen ist in Prozenten des Gesamtstickstoffs berechnet.

Später wurden diese Versuche auch mit ganzen Samen ausgeführt.

1. Versuch.

Nach dem Zerschneiden der Samen wurde eine Versuchsportion derselben in den dampfgesättigten Raum auf drei Tage eingeführt.

Vom Gesamtstickstoff fallen auf:

	Kontrollportion: %	Versuchsportion: %
Eiweiß-N im Zinnchlorür-Niederschlag	69,1	80,2
„ „ Uranacetat-Niederschlag	78,7	88,9
„ „ Kupferoxydhydrat-Niederschlag	79,1	89,0
„ „ Tannin-Niederschlag	79,2	89,2
N in Amiden	8,7	4,6
N in Phosphorwolframsäure-Niederschlag	10,8	5,6
N in anderen Verbindungen (Differenz)	1,4	0,8

[1]) Zaleski, W., Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 23. 1905.

2. Versuch.

Die Versuchsportion der halbierten Samen wurde in den dampfgesättigten Raum auf drei Tage eingeführt.

Vom Gesamtstickstoff fallen auf:

	Kontrollportion: %	Versuchsportion: %
Eiweiß-N im Zinnchlorür-Niederschlag	69,0	80,3
„ „ Uranacetat-Niederschlag	78,6	88,8
„ „ Kupferoxydhydrat-Niederschlag	79,1	89,1
„ „ Tannin-Niederschlag	79,3	89,4
N der Amide	9,0	5,1
N in Phosphorwolframsäure-Niederschlag	10,2	4,8
N in anderen Verbindungen (Differenz)	1,7	1,0

3. Versuch.

Die Versuchsportion der halbierten Samen wurde in den trockenen Raum auf drei Tage eingeführt.

Vom Gesamtstickstoff fallen auf:

	Kontrollportion: %	Versuchsportion: %
Eiweiß-N	79,0	90,7
Amid-N	8,7	4,9

4. Versuch.

Die Versuchsportion der halbierten Samen wurde in den trockenen Raum auf drei Tage eingeführt.

Vom Gesamtstickstoff fallen auf:

	Kontrollportion: %	Versuchsportion: %
Eiweiß-N	79,1	90,9
N der Amide	7,2	3,4

5. Versuch.

Die Versuchsportion der ganzen Samen wurde in den trockenen Raum auf fünf Tage eingeführt.

Vom Gesamtstickstoff fallen auf:

	Kontrollportion: %	Versuchsportion: %
Eiweiß-N	75,5	86,9

6. Versuch.

Die Versuchsportion der ganzen Samen wurde in den trockenen Raum auf fünf Tage eingeführt.

Vom Gesamtstickstoff fallen auf:

	Kontrollportion: %	Versuchsportion: %
Eiweiß-N	79,0	89,2
N der Amide	9,1	5,0
N in Phosphorwolframsäure-Niederschlag	10,1	4,8
N in anderen Verbindungen (Differenz)	1,8	1,0

Unsere Versuche zeigen, daß die von der Pflanze abgetrennten Samen Eiweißstoffe auf Kosten der anderen Stickstoffverbindungen, wie Amidosäuren, Amide und Basen bilden, deren Quantität bei entsprechender Vermehrung der Eiweißstoffe abnimmt. Es ergibt sich weiter, daß die Eiweißfällungen mit Uranacetat, Kupferoxydhydrat und Tannin identische Resultate aufweisen. Die Eiweißbildung findet wie im trockenen, so auch im dampfgesättigten Raume statt und dabei in ganzen, wie in halbierten Samen.

Drei Jahre nach meiner Mitteilung erschien die Arbeit von Wassilieff[1], in welcher er die von mir erhaltenen Resultate bestätigte. Der Verfasser hat einen Versuch mit dem unreifen Samen von *Lupinus albus* im trockenen und dampfgesättigten Raume angestellt. So z. B.:

	Kontroll-portion: %	In trockenem Raume %	In dampf-gesätt. Raume %
Eiweiß-N	69,88	84,09	83,46
N in Phosphorwolframsäure-Niederschl.	11,09	9,47	7,24
N in Asparagin	12,34	3,41	2,79
N in anderen Amidverbindungen	6,69	3,62	6,51

Aus den Versuchen von Wassilieff ist zu ersehen, daß beim Nachreifen der Samen der Aufbau der Eiweißstoffe auf Kosten der anderen Stickstoffverbindungen, wie Asparagin, organische Basen und Aminosäuren stattfindet. Die Menge der Aminosäuren blieb unverändert in den Samen, welche sich in der feuchten Atmosphäre befanden, und verminderte sich in denjenigen, die im trockenen Raume waren. Der Verfasser schließt daraus, daß die Samen Eiweißstoffe aus Amidoverbindungen und hauptsächlich aus Asparagin bilden. Zu diesen Schlußfolgerungen des Verfassers werden wir noch später zurückkehren. Weiter hat Wassilieff gezeigt, daß der Aufbau der Eiweißstoffe nur in den Samen stattfindet, da in den Hülsen nur der Abbau derselben Stoffe und die Vermehrung der Amidosäuren vor sich geht. Der Verfasser zeigte auch, daß die Samenhülsen Stickstoffverbindungen an die reifenden Samen abgeben und demnach als Reservestoffbehälter dienen.

Bei weiterem Studium der Frage über die Umwandlung der Stickstoffverbindungen in reifenden Samen blieb ich bei der Untersuchung der Bedingungen, welche die Bildung der Eiweißstoffe fördern, stehen und lenkte meine besondere Aufmerksamkeit auf den Einfluß des Lichtes, der Feuchtigkeit, des Sauerstoffs und der Temperatur auf diesen Prozeß.

7. Versuch.

Reifende Erbsensamen im feuchten Raume am Licht und im Dunkeln fünf Tage lang.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N
Kontrollportion	69,4
Versuchsportion am Licht	80,0
Versuchsportion im Dunkeln	79,9

[1]) Wassilieff, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 26. 1908.

8. Versuch.

Reifende Samen wurden in den trockenen und feuchten Raum auf fünf Tage eingeführt.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N
Kontrollportion	69,3
Versuchsportion in trockenem Raume	80,2
Versuchsportion in dampfgesättigtem Raume	80,1

Aus diesen Versuchen ist zu ersehen, daß weder Licht noch Feuchtigkeit der umgebenden Luft irgend welche Rolle beim Aufbau der Eiweißstoffe spielen. Richtiger wäre es jedoch, zu sagen, daß diese Faktoren die Größe der Eiweißsynthese nicht verändern, aber sie sind von Wichtigkeit bei der kurz dauernden Wirkung. So beschleunigt die Trockenheit diesen Prozeß, welcher dabei so schnell verläuft, daß es gar nicht notwendig ist, die Samen 3—5 Tage zu halten, wie ich und später Wassilieff es taten. So zum Beispiel:

9. Versuch.

Reifende Erbsensamen wurden in den trockenen und feuchten Raum auf zwei und fünf Tage eingeführt.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N		
Versuchsdauer in Tagen		2	5
Kontrollportion	69,4	—	—
Versuchsportion in trockenem Raume		79,0	79,8
Versuchsportion in dampfgesättigtem Raume		72,0	79,4

Auch können aller Wahrscheinlichkeit nach Licht und Temperatur diesen Prozeß beschleunigen, indem sie das Trocknen der Samen befördern. Es ist sehr wahrscheinlich, daß Halbieren der Samen diesen Prozeß nicht nur deshalb befördert, weil sie die Atmungsenergie verstärkt, sondern auch dadurch, daß sie das schnellere Trocknen verursacht. So kann man z. B. bei den halbierten Samen, die in den trockenen Raum eingeführt oder direkt der Luft ausgesetzt sind, einen vollständigen Aufbau der Eiweißstoffe in 24 Stunden hervorrufen.

Es ist klar, daß die nicht eiweißartigen Stickstoffverbindungen rasch zur Eiweißsynthese verwendet werden. Es ist daher verständlich, daß die den Samen während des Reifens derselben zufließenden Stickstoffverbindungen so rasch zur Eiweißbildung verwendet werden, daß es zu einer ziemlichen Anhäufung derselben gar nicht kommt.

Es ist a priori wahrscheinlich, daß der Eiweißaufbau, welcher einen typischen Kondensationsprozeß darstellt, auch ohne Sauerstoff vor sich gehen kann, um so mehr, als reifende Samen unter normalen Bedingungen über eine gewisse Menge von Sauerstoff verfügen, und da sie leichter als andere Organe der Pflanze Anaerobiose vertragen. Der Versuch rechtfertigte diese Voraussetzung. So zum Beispiel:

10. Versuch.

Halbierte Erbsensamen. Versuchsdauer fünf Tage.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N
Kontrollportion	82,3
Gewöhnliche Luft	87,7
Sauerstoffreie Atmosphäre (trocken)	85,0

11. Versuch.

Halbierte Erbsensamen. Versuchsdauer vier Tage.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N
Kontrollportion	71,9
Gewöhnliche Luft	85,4
Sauerstoffreie Atmosphäre (trocken)	77,2

12. Versuch.

Halbierte Erbsensamen. Versuchsdauer fünf Tage.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N
Kontrollportion	71,4
Gewöhnliche Luft	85,0
Sauerstoffreie Atmosphäre (trocken)	77,8

Wir sehen also, daß ohne Sauerstoffzutritt in reifenden Samen eine Eiweißsynthese vor sich geht. Bei Sauerstoffgegenwart bilden die reifenden Samen fast die doppelte Menge des Eiweißstickstoffes im Vergleich zur sauerstoffreien Atmosphäre. Es ist sehr möglich, daß dieses Resultat durch die weit geringere Quantität der Energie, über welche die Samen während der Anaerobiose verfügen können, bedingt wird. Außerdem wird wahrscheinlich die Eiweißzunahme in sauerstoffreier Atmosphäre bald sistiert, da die Samen ohne Sauerstoffzutritt allmählich abzusterben beginnen.

Im Jahre 1905 gelang es mir in zwei Versuchen mit Samen, die in einen feuchten Raum eingeführt waren, einen Zerfall der Eiweißstoffe zu beobachten. So zum Beispiel:

13. und 14. Versuch.

Die Samen werden ohne vorheriges Zerschneiden in den dampfgesättigten Raum auf fünf Tage eingeführt.

	Vom Gesamtstickstoff fallen auf Eiweiß-N	
	%	%
Kontrollportion	62,1	60,0
Versuchsportion	48,0	46,2

Später ist es mir nicht mehr gelungen, solche Erscheinung zu beobachten, wie es auch Wasilliew mit Lupinussamen nicht gelungen war. Gegenwärtig fällt es mir schwer, diesen Tatsachen

eine Erklärung zu geben und ich denke, daß die Ursache derselben wahrscheinlich das Material gewesen ist, welches zu diesen Versuchen genommen wurde. Die Schoten, welche diesen Versuchen dienten, waren auf dem Markte gekauft worden.

Es ist zu bemerken, daß die inneren Bedingungen der Eiweißsynthese uns unbekannt sind. Wie aus folgenden Versuchen zu ersehen ist, kann die Größe der Eiweißbildung verschieden sein, ungeachtet des, daß vor dem Versuche die Menge der Eiweißstoffe fast gleich war. Diese Versuche wurden zu verschiedenen Zeiten, aber bei denselben Bedingungen mit den reifenden Erbsensamen ausgeführt, und wir führen sie tabellarisch an:

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N			
Kontrollportion	82,3	71,9	76,8	78,0
Versuchsportion (Dauer des Versuches 5 Tage	87,7	85,5	89,8	80,9
Differenz	5,4	13,6	13,0	2,9

Es ist möglich, daß dieses Resultat von der Quantität der Stickstoffverbindungen abhängt, die sich im gegebenen Moment in den Samen befinden, oder auch von der Menge der löslichen Kohlehydrate, da das Verbrauchen derselben in den Samen sehr bedeutend ist. Die oben angeführten Versuche wurden mit halbierten Samen ausgeführt, um möglichst gleichartiges Material zu haben.

Dasselbe zeigen uns auch die Versuche mit anderen Samen So zum Beispiel:

15. und 16. Versuch.

Reifende Samen von *Zea Mays*. Versuchsdauer vier Tage.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N	
Kontrollportion	87,7	90,0
Versuchsportion	90,5	94,1
Differenz	+ 2,8	+ 4,1

17.—19. Versuch.

Reifende Namen von *Cucurbito Pepo*. Versuchsdauer fünf Tage.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N		
Kontrollportion	86,7	91,0	95,6
Versuchsportion	88,4	92,1	96,9
Differenz	+ 1,7	+ 1,0	+ 1,3

Wir sehen einen geringen Aufbau der Eiweißstoffe in den Maissamen, obwohl er wohl bedeutender sein könnte, wenn wir die Menge der Eiweißstoffe der reifen Samen in Betracht ziehen. Noch bedeutender könnte die Eiweißsynthese in den Samen von Kürbis sein.

In den Sonnenblumensamen fanden wir gar keine Eiweißsynthese, sondern eher einen Zerfall der Eiweißstoffe. So zum Beispiel:

20. und 21. Versuch.

Die reifenden Samen von *Helianthus*. Versuchsdauer fünf Tage.

	Eiweiß-N in Prozenten des Gesamt-N	
Kontrollportion	92,4	90,7
Versuchsportion	89,6	88,0
Differenz	— 2,8	— 2,7

Wenden wir uns jetzt zu der Frage über die Natur der Stickstoffverbindungen, aus welchen sich die Eiweißstoffe in reifenden Samen bilden.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß in den von der Pflanze abgetrennten Samen die Zunahme von Eiweißstoffen und eine entsprechende Abnahme von anderen stickstoffhaltigen Verbindungen, wie Amide, Aminosäuren und organische Basen stattfindet. Unzweifelhaft ist, daß diese Verbindungen das Material zur Eiweißbildung liefern, ob sie aber direkt an diesem Aufbau teilnehmen, ist eine Frage, zu deren Lösung wir über kein tatsächliches Material, sondern nur über mehr oder minder wahrscheinliche Vermutungen verfügen.

Wassilieff[1]) hat die Ansicht ausgesprochen, daß die Bildung der Eiweißstoffe in reifenden Samen hauptsächlich auf Kosten des Asparagins vor sich geht. Der Verfasser meint, daß Aminosäuren zuerst in Asparagin übergehen, das dann zu Eiweiß verarbeitet wird. Schulze[2]) sagt auch, daß Asparagin in einer bedeutenden Menge aus den Hülsen in reifende Samen übergeht und in diesen rasch zur Eiweißbildung verbraucht wird.

Es ist bisher unentschieden, ob die Amide in Eiweißstoffen enthalten sind. Es ist daher unklar, wie der Aufbau der Eiweißstoffe aus den Amiden sich chemisch vollzieht. Eher wäre es anzunehmen, daß Amide keinen direkten Anteil an der Bildung der Eiweißstoffe haben.

In der Tat verfügen wir bis jetzt über keine Tatsachen zu Gunsten des direkten Anteils des Asparagins am Aufbau der Eiweißstoffe und schließen uns der Meinung von Mercadante[3]) an, welcher vermutet, daß Asparagin die Verbindung darstellt, in Form deren sich einstweilen solche Stoffe ablagern, die dann direkt zur Eiweißbildung verbraucht werden. Asparagin befindet sich in den Hülsen in viel größerer Menge, als in den unreifen Samen. Wassilieff[4]) hat gezeigt, daß beim Aufbewahren der unreifen Früchte von *Lupinus angustifolius* Asparagin sich auf Kosten anderer Stickstoffverbindungen bildet. Die Samenhülsen dienen als Reservestoffbehälter und sammeln Asparagin transitorisch an. Zu erwähnen ist, daß die Zuckerrübe im Zustande der Reife Amide in den Wurzeln anhäuft. Ich habe auch gezeigt[5]), daß Asparagin

[1]) Wassilieff, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. l. c.
[2]) Schulze und Winterstein, Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 65. 1910.
[3]) Mercadante, Ber. d. Deutsch. chem. Ges. 8. 1875.
[4]) Wassilieff. l. c.
[5]) Zaleski, W., Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 16. 1898.

während der Keimung der Zwiebel von *Allium Cepa* zur Eiweißbildung nicht verbraucht wird.

Man kann vermuten, daß Stickstoffverbindungen der reifenden Samen unter Ammoniakbildung abgebaut werden und daß aus letzterem unter Mitwirkung der stickstoffreien Substanzen sich die Eiweißstoffe bilden. Wenn Schulze[1]) keine Asparaginzersetzung während der Autolyse der reifenden Samen beobachtet, und wenn ich keine autolytische Ammoniakbildung in diesen Objekten finde, so sprechen diese Tatsachen noch nicht gegen die Möglichkeit der Ammoniakbildung in den reifenden Samen, da die entsprechenden Enzyme höchst empfindlich sein können.

Loew[2]) und Pfeffer[3]) nehmen an, daß die Eiweißbildung direkt aus Ammoniak und stickstoffreien Substanzen vor sich gehen kann. So sagt Pfeffer: „Es ist nicht notwendig, daß z. B. Amide als Zwischenstufen zur realen Entstehung stehen können, da sehr wohl die im Eiweiß vorhandenen Atompruppen gleichzeitig mit der Verkettung zum Eiweißmolekül auftreten könnten."

Es ist sehr wahrscheinlich, daß Ammoniak sich in den reifenden Samen aus Amiden und vielleicht Aminosäuren bildet, aber wir können nicht annehmen, daß es direkt zu Eiweiß verarbeitet wird, da wir überhaupt über keine Tatsachen verfügen, die dafür sprechen könnten, daß Ammoniak bei den höheren Pflanzen direkt an dem Aufbau der Eiweißstoffe teilnimmt.

Viele Tatsachen zwingen uns zu der Annahme, daß die reifenden Samen Eiweißstoffe aus Aminosäuren bilden. Zu Gunsten dieser Ansicht sprechen nicht nur die beim Studium der Konstitution der Eiweißstoffe erhaltenen Resultate[4]), sondern auch die von Physiologen gemachten Beobachtungen.

Die Untersuchungen über die Zusammensetzung der Eiweißstoffe haben gezeigt, daß diese aus verschieden konstituierten Aminosäuren bestehen, die als Bausteine jener Substanzen anzusehen sind. Wie die Untersuchungen Abderhaldens[5]) zeigen, muß der Tierorganismus zur Bildung der Eiweißstoffe die Aminosäuren erhalten, aus welchen die Proteinstoffe desselben bestehen. Wenn z. B. in der Mischung der Aminosäuren Tryptophan fehlt, so ist sie als Nahrung untauglich. Ich habe weiter gezeigt[6]), daß die keimenden Zwiebel von *Allium Cepa* die Eiweißstoffe aus Aminosäuren bilden. Man kann sich vorstellen, daß Aminosäuren in reifenden Samen durch die Verkettung zu höheren Komplexen und schließlich zu Eiweiß selbst verknüpft werden. In der Tat haben wir schon oben gesehen, daß die reifenden Samen verschiedene Aminosäuren enthalten. So haben verschiedene Forscher im unreifen Samen verschiedener Pflanzen Tyrosin, Leucin, Phenylalanin,

---

[1]) Schulze und Winterstein, Zeitschr. f. physiol. Chem. l. c.

[2]) Loew, Die chemische Energie der lebenden Zellen. 1906. 2. Aufl.

[3]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. I.

[4]) Fischer, Emil, Untersuchungen über Aminosäuren, Polypeptide und Proteine. 1906.

[5]) Abderhalden, Zeitschr. f. physiol. Chem. 57.

[6]) Zaleski, W., Ber. d. Deutsch. bot. Ges. l. c.

Aminovaleriansäure, Lysin, Arginin und Histidin nachgewiesen. Weiter hat Schulze[1]) gezeigt, daß die Samenhülsen von *Pisum* und *Phaseolus* Arginin, Histidin, Tryptophan, Leucin und Valin enthalten. Wenn nicht alle Aminosäuren, die zur Eiweißbildung nötig sind, im gegebenen Moment im unreifen Samen vorhanden sind, so kann eine Synthese derselben stattfinden. So sagen Schulze und Winterstein[2]), daß man eine synthetische Bildung von Arginin im unreifen Samen annehmen muß. Die Bildung der Aminosäuren geht vielleicht auf Kosten von Ammoniak und stickstoffreien Substanzen vor sich. Dieses Ammoniak bildet sich auf Kosten der Amide und Aminosäuren. Die reifenden Samen und besonders die Früchte, welche als Stoffbehälter dienen, enthalten eine ansehnliche Menge des Asparagins. Schulze hat in den unreifen Samen auch Glutamin gefunden und das ist ganz verständlich, da die Glutaminsäure in Eiweißstoffen enthalten ist und manchmal in bedeutender Menge. So z. B. kommt die Glutaminsäure in Eiweißstoffen in sehr großen Mengen vor, z. B. in Kasein zu 12 %, in Gliadin der Weizen und Roggen und in Hordein der Gerste zu 36 %.

Es ist auch verständlich, daß die Größe der Eiweißsynthese in reifenden Samen je nach Bedingungen verschieden ist. Wir haben keine Eiweißsynthese während des Nachreifens der Samen von *Cucurbita* und *Helianthus* und fast keine in den von *Zea Mays* gefunden. Diese Tatsachen können wir durch die Abwesenheit einiger zur Eiweißbildung nötigen Aminosäuren erklären, die bei normalen Bedingungen in reifende Samen aus anderen Teilen der Pflanze übergehen oder sich in den Samen bilden. Wir finden auch in ganz reifen Samen einen Rest der Stickstoffverbindungen, die der Eiweißbildung entgehen.

Es ist interessant, die Zusammensetzung der Eiweißstoffe der reifenden Samen und Früchte in verschiedenen Stadien der Reifung zu untersuchen.

Ich stehe auf dem Standpunkte der Reversibilität der Keimungs- und Reifungsprozesse. Während der Keimung der Samen werden die Eiweißstoffe derselben abgebaut, indem sie die Aminosäuren geben, aus den sich in Form von sekundären Produkten Asparagin bildet. Während des Reifens der Samen hingegen verwandeln sich Aminosäuren in Eiweißstoffe. Asparagin hat auch keinen direkten Anteil an diesem Prozesse und tritt nur als Zwischensubstanz auf. Da Wassilieff[3]) sagt, daß die Ansicht über den Gegensatz der Umwandlung der Stickstoffverbindungen beim Keimen und Reifen der Samen von ihm schon früher ausgesprochen worden ist, so halte ich es für notwendig, zu bemerken, daß unsere Ansichten verschieden sind. Der Verfasser sagt, daß Asparagin sich direkt am Aufbau der Eiweißstoffe beteiligt und meint sogar, daß Aminosäuren in Asparagin übergehen: „Wir haben wahrscheinlich hier eine Umgestaltung der Amidosäuren in Asparagin vor uns und dann

---

[1]) Schulze und Winterstein, Zeitschr. f. phys. Chem. l. c.
[2]) Schulze und Winterstein, Ibid.
[3]) Wassilieff, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. l. c.

einen Verbrauch desselben zur Eiweißbildung." Also handelt es sich hier nicht um die Umkehrung der Prozesse, und der ganze Unterschied zwischen den Prozessen der Keimung und Reifung nach der Meinung von Wassilieff besteht darin, daß im ersteren Falle die Bildung und im zweiten der Zerfall der Eiweißstoffe stattfindet, was schon längst bekannt ist.

Der Eiweißabbau ist ein hydrolytischer Vorgang, die Eiweißbildung dagegen stellt einen Kondensationsprozeß dar. Die reifenden Samen bilden aus Aminosäuren durch eine Art der Wasserentziehung höher molekulare Komplexe und schließlich Eiweißstoffe. Am einfachsten wäre es der Fall, daß diese Vorgänge die beiden verschiedenen Richtungen einer und derselben reversiblen Reaktion darstellen, welche durch ein und dasselbe Enzym bewirkt wird. Wenn dem so ist, so müßten die unreifen Samen proteolytische Enzyme enthalten.

Die Frage über die Anwesenheit proteolytischer Enzyme in reifenden Samen ist, so viel ich weiß, nur von Fermi und Buscaglioni[1]) berührt worden, die in unreifen Phaseolussamen ein Gelatine verflüssigendes Ferment gefunden hatten.

Zum Nachweis der proteolytischen Enzyme bediente ich mich verschiedener Methoden. Zuerst habe ich die Autodigestionsmethode, die von Salkowski mit so großem Erfolge in die Physiologie eingeführt wurde, bei meinen Versuchen benutzt. Die unreifen Erbsensamen wurden zuerst gut zerrieben, in das mehrfache Volumen reinen Acetons eingetragen und unter häufigem Umrühren und einmaligem Wechsel der Flüssigkeit 10 Minuten darin gelassen. Dann wurde die Samensubstanz auf dem Filter durch Absaugen rasch vom Aceton befreit, in Äther auf 3 Minuten eingetragen, wiederum auf den Filter gebracht und mit Äther gewaschen. Nach Verdunsten des Äthers wurde die Samensubstanz in eine feine Form gebracht und bis zum Trockenwerden bei 35° stehen gelassen. In anderen Versuchen wurden die Samen bei 37° getrocknet, fein pulverisiert und in diesem Zustande zu Versuchen benutzt. Die Versuche mit den zwei oben genannten Präparaten wurden folgenderweise angestellt. 40—50 ccm Wasser oder einer bestimmten Lösung wurden in Gefäße eingeführt und sterilisiert; darauf wurde in diese eine bestimmte Menge des Acetonpulvers oder der getrockneten Samensubstanz gebracht und nach Toluolzusatz (70—80 Tropfen) der Inhalt durchgeschüttelt. Dann wurden die Gefäße gut geschlossen und im Thermostaten oder Zimmer auf eine bestimmte Zeit stehen gelassen. Nach beendigtem Versuche wurden alle Gefäße erhitzt und zur Eiweißfällung nach Stutzers Methode benutzt, worauf der Stickstoff des Niederschlages nach Kjeldahl bestimmt wurde. Die Bestimmung des Eiweißstickstoffs geschah auch im ursprünglichen Präparat. In anderen Versuchen wurden ganz und gar gleichartige Erbsensamen in einige Portionen mit gleicher Samenanzahl und von fast gleichem Frischgewicht geteilt. Eine Portion der Samen (Kontrollportion) wurde sofort zur Eiweiß-

[1]) Fermi und Buscaglioni, Centr. f. Bakt. Abt. II. Bd. V. 1899.

bestimmung benutzt, die anderen aber mit vorher geglühtem Sand sorgfältig zerrieben, in sterilisierte Gefäße eingeführt und dann mit der sterilisierten Lösung versetzt. Nach Toluolzusatz wurden diese Gefäße gut geschüttelt, geschlossen und im Thermostaten auf eine bestimmte Zeit stehen gelassen. Nach beendigtem Versuche wurde in allen Gefäßen der Eiweißstickstoff bestimmt. Vorläufige Versuche, die ich hier nicht anführe, zeigten, daß nach dem Erhitzen des Inhaltes der Gefäße keine Verdauung der Eiweißstoffe stattfindet, was für die enzymatische Natur der Proteolyse der unten beschriebenen Versuche spricht.

Es wurden auch Autolyseversuche mit dem Preßsafte der Samen ausgeführt. Zu diesem Zweck wurden die Samen mit Quarzsand zu einem Brei zerrieben und dann in Buchnerscher Presse bei 300 Atmosphären abgepreßt. Die Flüssigkeit wurde abfiltriert und in gleiche Portionen von 25—30 ccm geteilt. Die Kontrollportionen wurden auf dem Wasserbade erhitzt. Nach Toluolzusatz wurden die Gefäße gut geschlossen und im Thermostaten oder Zimmer stehen gelassen.

Wenden wir uns zu Versuchen.

22. Versuch.

Acetonpräparat mit 69,5 % Eiweißstickstoff.

Dauer des Versuches:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. des anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	3,401	—
Versuchsportion 22 Stunden	2,542	— 25,2
Versuchsportion 48 Stunden	2,237	— 34,2

23. Versuch.

Acetonpräparat mit 78,1 % Eiweißstickstoff.

Versuchsdauer:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. des anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	3,627	—
Versuchsportion 22 Stunden	3,267	— 9,9
Versuchsportion 48 Stunden	2,888	— 20,3

24. Versuch.

Die Samen wurden mit Sand zerrieben. Autodigestionsdauer fünf Tage bei 32°. Das Durchschnittgewicht eines Samens 0,1 gr.

Lösung:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Verlust an Eiweiß-N in Proz. d. Eiweiß-N d. Kontrollportion:
Kontrollportion	0,4178	—
Wasser	0,2600	— 37,7
20 % Saccharose	0,2385	— 42,7
40 % Saccharose	0,2755	— 34,0

25. Versuch.

Die Samen wurden mit Sand zerrieben. Autodigestionsdauer fünf Tage bei 32°. Das Durchschnittsgewicht eines Samens 0,36 gr.

Lösung:	Eiweiß-N in Proz. des Frischgewichtes:	Verlust an Eiweiß-N in Proz. d. Eiweiß-N d. Kontrollportion:
Kontrollportion	0,8100	—
Wasser	0,5764	— 28,8
20 % Saccharose	0,6245	— 22,9
40 % Saccharose	0,7025	— 13,2

26. Versuch.

Die Samen wurden mit Sand zerrieben. Autodigestionsdauer fünf Tage bei 32°. Das Durchschnittsgewicht eines Samens 0,48 gr.

Lösung:	Eiweiß-N in Proz. des Frischgewichts:	Verlust an Eiweiß-N in Proz. d. Eiweiß-N d. Kontrollportion:
Kontrollportion	1,2933	—
Wasser	0,9715	— 24,8
15 % Saccharose	1,0615	— 17,9

27. Versuch.

Präparat aus den bei 37° getrockneten Samen mit 68 % des Eiweißstickstoffs. Autodigestionsdauer 6 Tage bei 36°.

Lösung:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. des anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	3,341	—
Wasser	2,365	— 29,2
20 % Saccharose	2,320	— 30,5
40 % Saccharose	2,339	— 30,0
50 % Saccharose	2,353	— 29,6

28. Versuch.

Acetonpräparat mit 69,5 % Eiweißstickstoff. Autodigestionsdauer 48 Stunden bei 42°.

Lösung:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. d. anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	3,401	—
Wasser	2,072	— 39,0

29. Versuch.

Acetonpräparat mit 78 % Eiweißstickstoff. Autodigestionsdauer 48 Stunden bei 42°.

Lösung:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. d. anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	3,627	—
Wasser	3,125	— 13,8

30. Versuch.

Acetonpräparat. Digestionsdauer fünf Tage bei 32°.

Lösung:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. d. anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	2,902	—
Wasser	2,498	— 13,9
0,1 % Zitronensäure	2,648	— 8,7
0,3 % Zitronensäure	2,681	— 7,6
0,2 % Soda	2,425	— 16,4
0,4 % Soda	2,816	— 2,8

31. Versuch.

Acetonpräparat. Digestionsdauer 25 Stunden.

Temperatur:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. d. anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	3,401	—
30—31°	2,409	— 29,1
35—36°	2,358	— 30,6
41—43°	2,154	— 36,6
49—50°	2,154	— 36,6

32. Versuch.

Samenpulver. Digestionsdauer 12 Tage bei 35°.

Lösung:	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. d. anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	2,8463	—
Wasser	1,3328	— 53,1
0,2 % Soda	1,6478	— 42,1
0,15 % Zitronensäure	1,5313	— 46,2

33. Versuch.

Die Antolyse der ganzen (nichtpulverisierten) Samen. Autodigestionsdauer 40 Tage bei Zimmertemperatur.

	Eiweiß-N in Proz. der Substanz:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. d. anfänglichen Eiweiß-N:
Kontrollportion	0,18556	—
Versuchsportion	0,16243	— 12,4

34. Versuch.

Preßsaft. Autodigestionsdauer 7 Tage.

	Eiweiß-N:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. d. Eiweiß-N d. Kontrollportion:
Kontrollportion	0,10796	—
Versuchsportion	0.09254	— 14,2

35. Versuch.

Preßsaft. Autodigestionsdauer 30 Tage bei Zimmertemperatur.

	Eiweiß-N:	Eiweiß-N-Verlust in Proz. d. Eiweiß-N d. Kontrollportion:
Kontrollportion	0,10796	—
Versuchsportion	0,08579	— 20,5

Es findet die Proteolyse im getrockneten, zerriebenen und mit Aceton bearbeiteten Samen, sowie im Preßsafte derselben statt. Die Proteasen der reifenden Erbsensamen wirken bei der sauren und alkalischen Reaktion und sind gegen Alkali sehr empfindlich. Das Optimum der Proteolyse liegt zwischen 42—50°. Die Wirkung der Saccharose auf die Proteolyse wird desto merklicher, je mehr die Samen der Reife entgegen gehen. So wirkt Saccharose im Anfangsstadium der Reife fast gar nicht auf die Proteolyse, da eine 48 prozentige Lösung dieselbe kaum verlangsamt, eine 20 prozentige dagegen eher etwas beschleunigt. In späteren Stadien des

Reifeprozesses aber schwächt eine 40 prozentige Saccharoselösung die Proteolyse schon sehr beträchtlich, eine 20 prozentige und sogar eine 15 prozentige, wenn auch in schwächerem Maße, so doch merklich. Ich habe früher gezeigt, daß Salpeter (1—3 %) keinen Einfluß auf die Proteasen der reifenden Erbsensamen ausübt[1]). Mit dem Reifen der Samen findet eine allmähliche Verminderung der Energie der Proteolyse statt. Dieses Resultat wird verursacht durch die allmähliche Zerstörung der proteolytischen Fermente, durch den Übergang in einen inaktiven Zustand oder durch Hemmungswirkungen, die durch die Anhäufung der antiproteolytisch wirkenden Stoffe stattfinden. Zur Erklärung dieser Frage wurden getrocknete Samen der früheren und späteren Reifestadien pulverisiert und dann zu den Versuchen genommen. Von jeder Portion der Samen wurden je 0,5 gr des Pulvers genommen und vermischt. Im zweiten Falle wurde das Pulver der Samen von früheren Stadien erhitzt, um das Ferment zu töten; und dann wurde das Pulver der späteren Stadien hinzugefügt. Im dritten Falle wurde das Pulver der späteren Stadien erhitzt und dann das Pulver der Samen von früheren Stadien hinzugefügt. In allen Fällen waren also die Menge der Eiweißstoffe und Charakter des Mediums gleich und der ganze Unterschied bestand nur darin, daß in einem Falle die Enzyme der beiden Portionen unverändert blieben, im zweiten das Ferment der Samen von früheren Stadien und im dritten das der von späteren Stadien getötet wurde. So zum Beispiel:

36. Versuch.

0,5 gr der Samen von früheren Stadien und 0,5 gr der Samen von späteren Reifungsstadien enthalten zusammen je 0,02860 Eiweißstickstoff. Autodigestionsdauer fünf Tage bei 35°.

Samen	Eiweiß-N
0,5 gr Pulver des Samen von früheren Stadien + 0,5 gr des von späteren	0,01918
0,5 gr Pulver des Samen von früheren Stadien erhitzt + 0,5 gr des von späteren nicht erhitzt	0,02444
0,5 gr Pulver der Samen von späteren Stadien erhitzt + 0,5 gr des von früheren Stadien nicht erhitzt	0,01807

Der Versuch zeigt, daß die Vernichtung des Enzyms der Samen von späteren Reifungsstadien die Energie der Proteolyse des Gemisches nicht verändert und daß im Gegenteil bei der Tötung derselben in den Samen von früheren Reifungsstadien die Proteolyse stark geschwächt wird. Dieses Resultat hängt von der Verminderung der Menge des Enzyms beim Reifen der Samen, oder eher von seiner allmählichen Inaktivierung ab (Übergang in Profermentstadium). So hat Abderhalden[2]) gezeigt, daß peptolytische Enzyme in ruhenden Samen vielleicht in inaktiver Form

[1]) Zaleski, W., Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 23. 1905.

[2]) Abderhalden und Schittenhelm, Zeitschr. f. physiol. Chem. 49. 1906. — Abderhalden und Dammhahn, ibid. 57. 1908.

vorhanden sind, da der aus ungekeimten Samen bereitete Preßsaft zunächst unwirksam war und erst nach längerem Stehen bei 37° wirksam wurde.

Der Eiweißabbau während der Autolyse der unreifen Erbsensamen ist mit der Bildung von Aminosäuren verbunden. Unsere Präparate verdauen schnell auch Albumosen und Pepton, wie es aus folgendem Versuche zu ersehen ist. Zu diesem Versuche wurden 50 ccm Wasser in Gefäße gegossen und nach Zusatz von 0,5 gr Witte-Pepton sterilisiert. Dann wurden in die Gefäße 1 gr Acetonpräparat der unreifen Erbsensamen gebracht und nach Toluolzusatz wurden diese Gefäße gut geschlossen und der Inhalt derselben geschüttelt. Vor dem Toluolzusatz wurde zur Kontrolle der Inhalt zweier Gefäße erhitzt. Zur Kontrolle wurde auch in zwei Gefäßen 1 gr Acetonpräparat in Wasser ohne Witte-Peptonzusatz eingeführt. Dann wurden alle Gefäße bei 34—36° sechs Tage lang stehen gelassen. Nach beendigtem Versuche bestimmte man den Stickstoff der durch Tannin fällbaren Substanzen. Zu diesem Zweck wurde eine wässrige Tanninlösung in Digestionsgefäße solange hinzugegossen, bis sich kein Niederschlag mehr bidete, und und nach Zusatz von Bleizuckerlösung wurde der Niederschlag auf das Filter gebracht und zur Stickstoffbestimmung nach Kjeldahl benutzt. Diese Bestimmung des Stickstoffs der durch Tannin fällbaren Substanzen wurde auch in 1 gr des Acetonpräparates und in 0,5 gr Witte-Pepton ausgeführt.

37. Versuch.

	N in Tannin-Niederschlag
Kontrollportion	0,03232
Versuchsportion ohne Pepton	0,02520
Versuchsportion mit 0,5 gr Pepton	0,03442
Versuchsportion mit 0,5 gr Pepton gekocht	0,09402
0,5 gr Pepton für sich	0,06380

Im gekochten Präparate haben keine Veränderungen in bezug auf die Menge der durch Tannin fällbaren Substanzen stattgefunden, wovon man sich durch Addition der entsprechenden für die Kontrollportion und für 0,5 gr Witte-Pepton gefundenen Mengen überzeugen kann. Vergleichen wir miteinander die Mengen dieser Substanzen, die in den Verdauungsversuchen mit Wasser und mit Witte-Pepton zurückbleiben, so sieht man, daß diese Zahlen sich nur wenig voneinander unterscheiden, daß also eine sehr bedeutende Umwandlung des Pepton (ungefähr $^6/_7$) vor sich gegangen ist.

Das proteolytische Enzym läßt sich durch Glyzerin extrohieren. Setzt man zu diesem Extrakte Konglutin, so wird es verdaut. So zum Beispiel:

38. Versuch.

0,5 gr Konglutin, 15 ccm Wasser und 60 Tropfen des Glyzerinextrakts. Nach Toluolzusatz wurde diese Lösung bei 37° 7 Tage lang autolysiert.

	N im Filtrat[1]):
Kontrollportion (erhitzt)	0,00936
Versuchsportion	0,01820

Es enthalten also die reifenden Erbsensamen Proteasen. Ob in den unreifen Samen auch Peptasen vorhanden sind, müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

Ich habe weiter im unreifen Erbsensamen auch Labenzym nachgewiesen. Zu diesen Versuchen wurde Glyzerinextrakt aus den getrockneten und pulverisierten unreifen Erbsensamen benutzt. Es wurde eine bestimmte Menge des Glyzerinextraktes nach Salzsäurezusatz (0,2 %) der rohen Milch zugefügt und dann wurde die Flüssigkeit bei verschiedener Temperatur stehen gelassen. Darauf bestimmte man die Gerinnungszeit der Milch. Unsere rohe Milch ohne irgend welchen Zusatz nach Versetzung mit 0,5 ccm 0,2 % Salzsäure im Thermostaten gerann nie vor 9 Stunden.

39. Versuch.

Temperatur:	Gerinnungszeiten in Minuten:
32	135
40	85
45	70
60	keine Gerinnung.

Es ist bisher unbekannt, ob die labenden und proteolytischen Wirkungen von einem und demselben Enzym herrühren oder ob diese verschiedener Natur sind.

Die Voraussetzung der Umkehrbarkeit der proteolytischen Vorgänge in reifenden Samen ist sehr verlockend, da sie am besten die gefundenen Tatsachen erklärt. Vom Gesichtspunkte dieser Ansicht aus wird das Vorhandensein und die Rolle der Protease in reifenden Samen verständlich. Zu Gunsten der Reversibilität der proteolytischen Vorgänge spricht die Tatsache, daß solche für einige Verbindungen aus der Reihe der Kohlehydrate, Fette und Glykoside unter der Wirkung entsprechender Enzyme nachgewiesen ist. Mit Recht schreibt Hofmeister[2]): „Wenn sich herausstellen sollte, daß die Reversibilität der Fermentwirkung allgemeinere Gültigkeit hat, wie einfach ließe sich dann der zweckmäßige Verlauf einer großen Anzahl der wichtigsten physiologischen Vorgänge deuten." Wenn die Eiweißbildung in reifenden Samen zu den reversiblen enzymatischen Reaktionen gehört, so müssen wir die Proteolyse vor sich gehen lassen und dann die Reversion der Eiweißstoffe konstatieren. Ich habe schon im Jahre 1905 diese Reversion der Eiweißstoffe während der Autolyse der unreifen Erbsensamen beobachtet. Da aber diese Versuche mit den zerriebenen Samen ausgeführt wurden, so lege ich jetzt auf diese kein Gewicht mehr, da ich mich von der Unzuverlässigkeit der Toluolasepsis für Organbrei überzeugt habe. Dennoch meine ich, daß die Eiweißbildung zu den katalytischen Reaktionen gehört. Die weitere Lösung dieser Frage soll der Zukunft überlassen sein.

Juli 1910.

---

[1]) Die Eiweißstoffe wurden nach Stutzers Methode gefällt.

[2]) Hofmeister, Chemische Organisation der Zelle. 1901. S. 21.

Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceae.

Von

Carl Mönch, Straßburg.

Mit 12 Abbildungen im Text.

Daß die Narbe mancher *Papilionaceae* durch eine eigenartige Struktur ausgezeichnet ist, die weit abweicht von dem, was sonst bei andern Narben bekannt ist, dürfte wohl erst durch die Studien der Blütenbiologen, insbesondere Hermann Müller und Delpino bekannt geworden sein. So gibt z. B. H. Müller bei *Anthyllis vulneraria* an:

„Streicht man mit der Narbe mit einigem Druck über ein Glasplättchen, so sieht man ihren Weg durch einen Streifen zäher Flüssigkeit, welche dem Glasplättchen anhaften geblieben ist, bezeichnet; bringt man sie nun mit Blütenstaub in Berührung, so bleibt derselbe so fest an ihr haften, daß er nicht leicht wieder abgestrichen werden kann. Ohne Zweifel geschieht dasselbe bei wiederholtem Insektenbesuch. Bei den ersten Besuchen gibt die Blüte Pollen an das Haarkleid der Unterseite des Besuchers ab; ist sie denselben los, so reibt sich bei neuen Besuchen die Narbe an der Unterseite des Insektes einen Teil ihrer zarten, mit zäher Flüssigkeit gefüllten Zellen offen und behaftet sich nun mit Blütenstaub, welcher der Unterseite des Insekts von früheren Blütenbesuchen her anhängt; so ist bei eintretendem Insektenbesuch Fremdbestäubung gesichert."

Diese Zerreibbarkeit der Narbe erwähnt Hermann Müller auch bei anderen Papilionaceen, z. B. bei *Lotus corniculatus* und *Lathyrus pratensis*. Von diesen gibt er an, daß schon Delpino die erwähnte Eigenschaft bekannt gewesen und von ihm auch schon als Einrichtung zur Sicherung der Fremdbestäubung gedeutet worden sei.

Die anatomischen Ursachen solcher Zerreibbarkeit sind unseres Wissens zuerst von Jost (1907) festgestellt, und zwar bei *Lupinus albus* und *Cytisus laburnum*. Er zeigte, daß unterhalb der Kuppe der eng aneinanderschließenden Narbenpapillen in linsenförmigen

Räumen ein ölartiger Körper auftritt, der, wie wenigstens bei *Lupinus albus* sicher festgestellt wurde, zwischen Kutikula und Zellhaut der Papillen gebildet wird. Dieser ölartige Körper hebt die Kutikula ab und macht die Zellwand für die Zellinhaltsstoffe permeabel. Damit diese Stoffe wirklich exosmieren, dazu bedarf es der Sprengung der Kutikula, die durch die Sekretbildung selbst oder durch äußere mechanische Eingriffe bewirkt werden kann.

Es bleibt nun zu untersuchen, wie die übrigen Leguminosennarben sich anatomisch verhalten, und dies möge im Folgenden meine Aufgabe sein.

A. Systematische Anatomie des Griffels und der Narbe bei den Papilionaceae.

Es dürfte sich empfehlen, zunächst einmal die einzelnen Gruppen ihrer systematischen Verwandtschaft nach durchzugehen; ich halte mich dabei an die Darstellung in Engler-Prantl, „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, beginne aber nicht mit den *Sophoreae* und *Podalyrieae*, sondern den *Genisteae*, weil bei diesen sehr viel mehr Vertreter untersucht werden konnten als bei ersteren.

I. Genisteae.

Um eine abgerundete Darstellung zu erhalten, ließ es sich nicht vermeiden, auf die von Jost schon beschriebenen *Lupinus albus* und *Cytisus laburnum* noch einmal einzugehen.

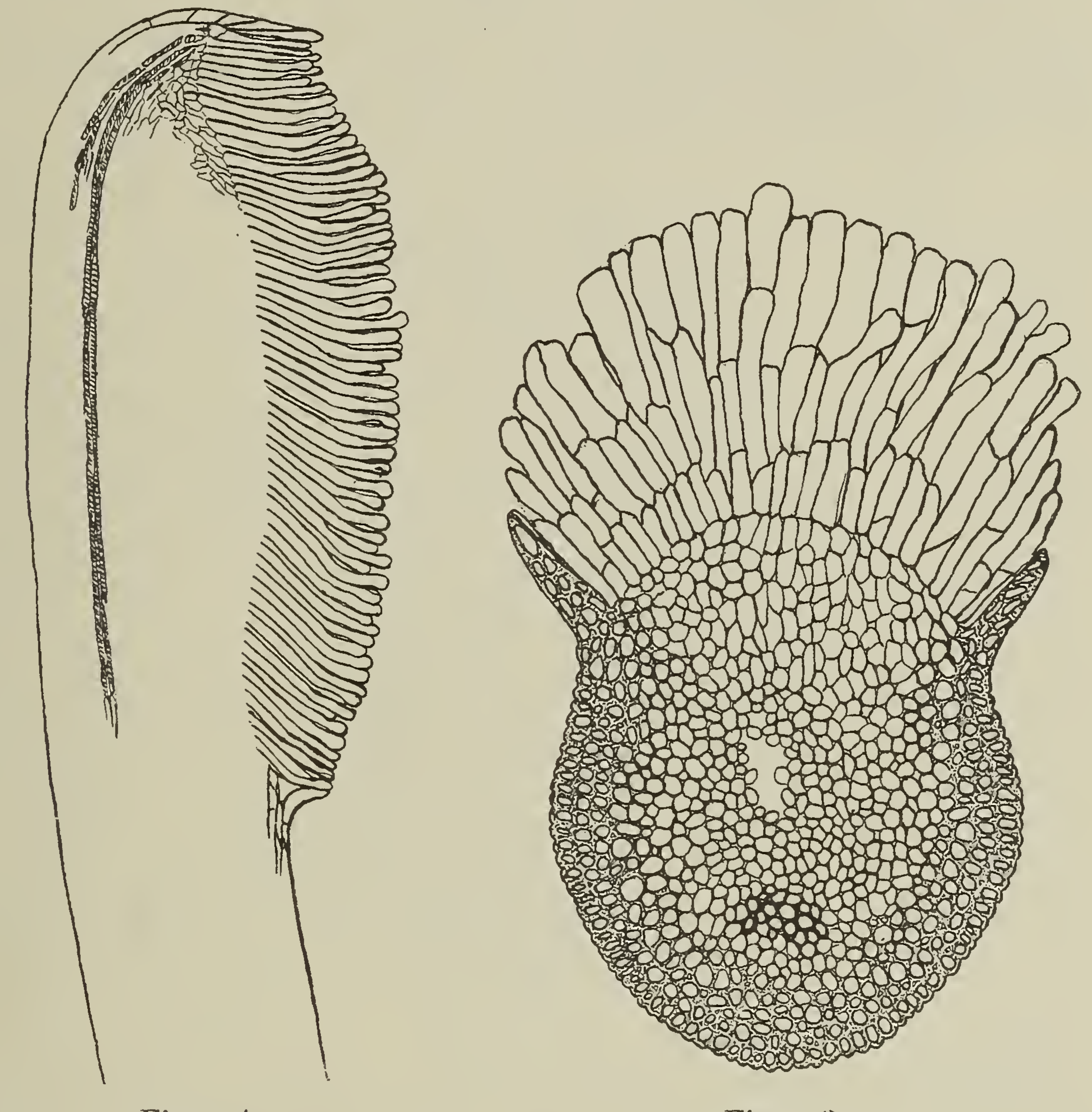
Von den *Genisteae* konnten nur Angehörige der *Spartiinae* und *Cytisinae* untersucht werden. Nämlich von den *Spartiinae* Vertreter der Gattungen *Lupinus, Spartium, Genista, Laburnum,* und von den *Cytisinae: Ulex* und *Cytisus.*

1. *Lupinus.* Es wurden mehrere Spezies untersucht: *Lupinus albus, L. esculentus* und *L. mutabilis.* Bei allen biegt der dünne Griffel in nahezu rechtem Winkel von dem breiten, von der Seite her zusammengedrückten Fruchtknoten ab und endigt in der kugelförmigen Narbe. Die Narbe ist etwas dicker als der Griffel und hebt sich dementsprechend als ein scharf begrenztes Köpfchen von diesem ab; ihre Ansatzstelle wird zudem noch durch einen Kranz von Haaren markiert, die alle dickwandig und auf der Innenseite[1]) besonders lang entwickelt sind. Die Ansatzfläche des Narbenköpfchens sitzt rechtwinklig oder etwas schief auf der Achse des Griffels.

Der feinere Bau der eigentlichen Narbe ist folgender: Die Hauptmasse des Köpfchens besteht aus dünnwandigen, lückenlos ohne Interzellularen aneinanderschließenden Parenchymzellen; nicht ganz in der Mitte wird dieses Parenchym von dem Griffelkanal

[1]) Die Ausdrücke außen oder vorn einerseits und innen oder hinten andrerseits beziehen sich bei Griffel, Narbe und Schiffchen stets auf das Diagramm, nehmen also keine Rücksicht auf eventuelle Biegungen.

durchzogen, der frei nach außen mündet. Der Narbenkopf und das obere Ende des Griffelkanals sind von einer Epidermis überzogen, die aus palisadenförmig aneinanderschließenden Papillen besteht (vergl. Jost. 1907. Tafel I. Figur 14 u. 17). Bei leisestem Druck auf einen Längsschnitt lösen sich diese Papillen gut voneinander und es läßt sich erkennen, daß sie nur in einem kleinen Basalteil miteinander verwachsen sind, während der größere Teil ihrer Länge unverwachsen bleibt und dementsprechend mit einer



Figur 1.
Längsschnitt durch das Griffelende von *Spartium junceum.* Vergr. 45.

Figur 2.
Querschnitt durch Griffel und Narbe von *Spartium junceum.* (Auf einem horizontalen Querschnitt werden mehrere Narbenpapillen getroffen.) Vergr. 120.

Kutikula überzogen ist. Diese Kutikula wird vorzugsweise in der mittleren und oberen Partie des Haares lokal abgelöst, und es entsteht ein die Papille linsenförmig oder kragenförmig umgebender Raum zwischen Kutikula und Innenmembran, der mit einem Sekret erfüllt ist. Dieses Sekret löst sich schon in Alkohol gut und färbt sich mit Sudanglyzerin rot. Besonders nach seiner Weglösung und nach Verwendung von Sudan ist die Struktur der Papillen und der von der abgehobenen Kutikula bedeckte Sekretraum auf das schärfste zu erkennen.

Das Parenchym des Narbenkopfes geht ohne scharfe Grenze in den Griffel über, doch werden seine Zellen allmählich mehr in die Länge gestreckt. Auch die Epidermiszellen des Griffels sind viel länger als die der Narbe, dafür aber sind sie niedrig und absolut nicht papillös gestaltet. Ein Gefäßbündel durchzieht der Mediane entsprechend das Fruchtblatt in seiner ganzen Länge und endigt dicht unter der Narbe mit einigen wenigen Schraubentracheiden. Mechanisches Gewebe ist im Griffel wohl entwickelt, es findet sich in der Form verholzten Sklerenchyms als geschlossener Ring ringsum unter der Epidermis. Die Epidermis selbst zeigt durch ihre Verholzung aller Wände an, daß auch sie mechanische Funktion übernommen haben dürfte.

2. *Spartium.* Der kräftige, walzig-runde Griffel von *Spartium junceum*, der ohne scharfe Grenze an den Fruchtknoten ansetzt, verjüngt sich allmählich nach seinem Ende hin und zeigt in losgeschnelltem Zustande auf seiner ganzen Länge eine gleichmäßige, nicht sehr scharfe Biegung. An seinem Ende sitzt als mächtiger, auf der Hinterseite vorspringender Wulst die Narbe. Dieselbe begleitet den Griffel etwa 2 mm weit abwärts und besitzt ungefähr dieselben Querdimensionen wie der Griffel selbst an der betreffenden Stelle. Am Längsschnitt durch den oberen Teil des Griffels (vergl. Figur 1) erkennt man, daß die Narbe gebildet wird von langgestreckten, eng aneinanderschließenden, farblosen Papillen, die seitlich im spitzen Winkel nach abwärts gerichtet an das Grundgewebe des Griffels anstoßen. Ungefähr in ihrer Mitte erfahren diese Papillen eine Biegung derart, daß ihre obere Hälfte nunmehr senkrecht zur Richtung des Griffels steht. Je mehr man sich aber dem oberen Ende der Narbe nähert, desto mehr schwindet diese Krümmung der Papillen, was damit zusammenhängt, daß die obersten Papillen, die an Länge den weiter unten stehenden etwas nachstehen, schon gleich mit ihrem basalen Teil in rechtem Winkel an das Grundgewebe ansetzen. Die Papillen sind bis zur Mitte, also etwa bis an die Stelle der Umbiegung, mit Kutikula überzogen. Dieser kutikulabedeckte Teil bildet unterhalb der nach außen vorgewölbten Kuppe, ähnlich wie bei *Lupinus,* zwischen Kutikula und Zellmembran den Sekretraum aus. Er umgibt hier meist die Papille als geschlossener Ring. Die Zellulosewand ist durch die Sekretbildung stark nach innen vorgewölbt, während die Kutikula eine schwächere Wölbung in der entgegengesetzten Richtung erfahren hat. Es möge hier auch in Bezug auf die in der Folge zu beschreibenden *Genisteae* hervorgehoben werden, daß bei keiner der untersuchten Spezies diese Sekreträume in solcher Größe und Deutlichkeit zu sehen sind.

Auf einem Querschnitt (vergl. Figur 2) durch den Griffel fällt vor allem das von subepidermalen Sklerenchymfasern gebildete, aus sehr stark verdickten und verholzten Wänden bestehende, mechanische Gewebe auf. Es wird in seiner Funktion durch die ebenfalls sehr stark verdickte und verholzte Epidermis unterstützt. Alle diese Zellen sind durch schmale Tüpfel miteinander verbunden. Die Festigkeit dieses Sklerenchymrings gibt sich schon in dem

merklichen Widerstand zu erkennen, den er dem Schneiden mit dem Rasiermesser entgegensetzt. In der Höhe der Narbe ist das Sklerenchym an der Stelle, wo das Grundgewebe des Griffels in die Narbenpapillen übergeht, unterbrochen. Seitlich geschützt in ihrem basalen Teil sind diese Narbenpapillen durch zwei Flügel, in die der an dieser Stelle nach außen in der Richtung der Papillen umbiegende Holzring ausläuft. Wie die Narbe von *Lupinus* von steifen Haaren, so wird sie also hier von einem hauptsächlich aus verholzten Epidermiszellen bestehenden Kragen seitlich und von oben her eingefaßt. Die Zellen dieses Kragens bilden, in der Oberflächenansicht gesehen (vergl. Figur 3), einen ebenso schiefen Winkel mit der Hauptrichtung des Griffels, wie die Basalteile der



Fig. 3.
Flächenansicht des Griffelendes von *Spartium junceum*. Vergr. 80.

Narbenpapillen. Wo sie in die Epidermiszellen des Griffels übergehen, erfahren sie zum Teil eine bemerkenswerte spitzwinklige Krümmung.

3. *Genista*. Zur Untersuchung gelangten *Genista sagittalis* und *Genista pilosa*.

Der Griffel von *Genista sagittalis* setzt in gerader Richtung an den Fruchtkoten an. Erst in seiner oberen Hälfte erfährt er eine leichte Krümmung. An seiner Spitze trägt er die kammförmig über den Scheitel von vorn nach hinten hinweglaufende Narbe. Sie reicht auf der Vorderseite etwas tiefer hinab als auf der Hinterseite. Von oben gesehen erscheint sie schmäler als das anstoßende Griffelende. Von der Seite her wird sie von über ihr zusammenneigenden, derben Randhaaren eingefaßt.

Der Griffel von *Genista pilosa* hat ähnliche Form wie der von *Genista sagittalis.* Die ebenfalls von der Seite her zusammengedrückte Narbe sitzt dem Griffelende dagegen nur einseitig auf der Hinterseite mit schräg abfallender Ansatzfläche an. Sie ist spärlicher als die der vorigen Art mit Randhaaren umgeben; dieselben erreichen hier nicht die Länge der eigentlichen Narbenpapillen.

Wir verzichten hier auf eingehendere Beschreibung der anatomischen Verhältnisse, verweisen vielmehr auf den unten zu betrachtenden *Ulex europaeus*, wo wir im Prinzip dieselben Verhältnisse wiederfinden werden.

4. *Laburnum.* (Vergl. Jost (1907), Tafel I. Figur 15.)

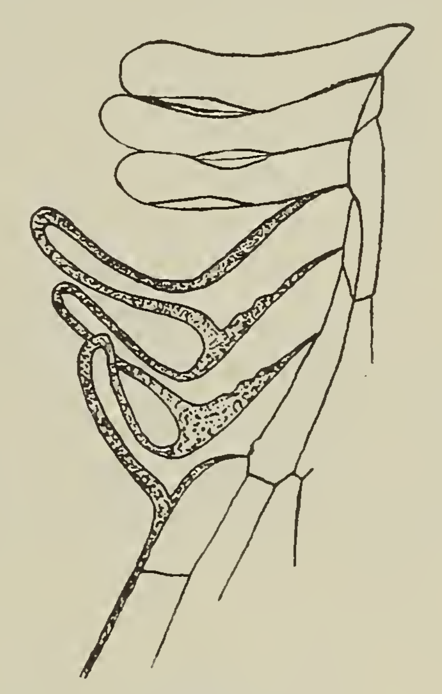
Griffel und Narbe von *Laburnum vulgare* zeigen keine wesentliche Differenz gegenüber *Lupinus.* Nur sind die Randhaare nicht so lang entwickelt, auch der Griffelkanal ist nicht so deutlich frei mündend zu erkennen. Doch geht aus jüngeren Stadien hervor, daß der Griffelkanal ursprünglich in der ganzen Länge vorhanden war. Später wird er jedoch im oberen Teil des Griffels derart zusammengedrückt, daß er nicht mehr wahrgenommen werden kann. Doch lassen auch hier an älteren Stadien die Narbenpapillen an einer Stelle eine Lücke, jedenfalls da, wo der Kanal ursprünglich mündete. Die mechanischen Elemente sind auf ein Sklerenchym, das unter der Epidermis liegt und da ringförmig verläuft, beschränkt. Die Epidermis selbst bleibt unverholzt.

5. *Ulex europaeus.* Der dünne Griffel ist auf seiner ganzen Länge ziemlich gleichmäßig gebogen. Erst kurz vor der Narbe erfährt er eine stärkere Krümmung. Über die Spitze des Griffels zieht sich dann die Narbe als ein Kamm von Papillen, die von steifen Haaren eingefaßt sind. Der Kamm zieht sich auf der Vorderseite erheblich tiefer herab als auf der Hinterseite. Schätzungsweise enthält er in der Längsrichtung ungefähr 20 Papillen, während er in der Querrichtung nur zwei bis drei führt. Die Haare sind so lang, daß sie die Papillen vollständig überdecken und deshalb zunächst die Bestäubung verhindern. Ein Querschnitt etwas unterhalb der äußersten Spitze des Griffels trifft die Narbe zweimal. Es erscheinen die von den eingekrümmten Haaren umgebenen Papillen als zwei in der Mediane liegende Flügel. Die Papillen selbst sind kurz gedrungen und von einem meist geschlossenen Ölring unterhalb ihrer Spitze umgeben, der an frischen Schnitten glasartig erscheint. Löst man das Sekret heraus, so zeigt sich, daß die Sekreträume einerseits durch die etwas vorgewölbte Kutikula, andrerseits durch die stark in das Zellumen einspringende Zellulosewand begrenzt werden. Die Haare (vergl. Figur 4), die die Papillen umgeben, sind eigenartig gestaltet. Der Haarfuß ist etwas schräg nach unten gerichtet; aus ihm entspringt dann das im Bogen nach oben verlaufende eigentliche Haar. Letzteres ist mit einer sehr starken Wandverdickung versehen, die sich im Fuß allmählich auskeilt. Dem Aussehen nach könnte man denken, daß diese Haare verholzt seien, doch geben sie hier so wenig wie bei irgend einer anderen untersuchten Leguminose die üblichen Holz-

reaktionen. Verholzt sind dagegen die Epidermiszellen, soweit sie nicht zu Haaren und Papillen auswachsen, also die Flanke des Griffelendes einnehmen. Verholzt ist ferner ein hypodermaler Sklerenchymring, der in einiger Entfernung von der Narbe auf der Innenseite eine stärkere Ausbildung erfahren hat, als auf der Außenseite.

6. *Cytisus.* Von dieser Gattung wurde einerseits der zu der Sektion *Sarothamnus* gehörige *Cytisus scoparius,* andrerseits *Cytisus canariensis* und *Cytisus purpureus* untersucht.

Cytisus scoparius ist in der Griffelform von allen bisher betrachteten *Genisteae* verschieden. Der Griffel ist in seiner ganzen Ausdehnung stark abgeflacht, am oberen Ende etwas verbreitert und daselbst auf der Innenseite löffelförmig vertieft. Diese Vertiefung wird in der geschlossenen Blüte mit Pollen gefüllt, der dann bei dem Explosionsvorgang herausgeschleudert wird. Am Ende des Griffels, auf einer kleinen Spitze vorgeschoben, sitzt die Narbe, die in Gestalt und in ihrem feineren Bau mit der von *Ulex* übereinstimmt.



Figur 4.
Narbenhaare von *Ulex europaeus.* Vergr. 200.

Cytisus canariensis. Auch die Narbe von *C. canariensis* ist schmal kammförmig; doch läuft sie im Gegensatz zu *Ulex* und *Cytisus scoparius* mehr auf der Hinterseite des Griffels herab.

Cytisus purpureus. Die Narbe von *Cytisus purpureus* weicht erheblich von derjenigen der beiden eben behandelten Cytisusarten ab und schließt sich durchaus an *Laburnum* an. Bezüglich des Griffelkanals ließe sich dasselbe sagen wie bei dieser Spezies. Erwähnt sei, daß *Cytisus purpureus* eines der wenigen Beispiele ist, wo sich im Griffelkanal eine sehr deutliche Kutikula nachweisen läßt. Die Narbe von *Cytisus purpureus* ist kopfig verdickt, fast kugelförmig, in jeder Richtung breiter als der anstoßende Griffel und besitzt durchaus nicht die von der Seite her zusammengedrückte, kammförmige Gestalt.

Über den Bau der einzelnen Narbenpapillen ist für sämtliche Cytisusarten nichts zu bemerken. Es ist überall die gleiche Papille mit Sekretraum unter der Kutikula gegeben.

Überblicken wir nun die sämtlichen untersuchten *Genisteae,* so zeigt sich, daß sie alle übereinstimmen in dem mehrfach geschilderten Bau ihrer Papillen, sowie darin — was im Gegensatz zu später geschilderten Familien gesagt werden muß —, daß die Sekretbildung auf diese Papillen beschränkt ist. Ebenso sei mit Rücksicht auf die folgenden Gruppen noch einmal betont, daß das Sekret schon in Alkohol leicht löslich ist. Dagegen finden sich in der Form der Narbe zweierlei Typen. Bei dem einen haben wir eine zentrische, beim andern eine kammförmige Narbe. Bei dem

ersten Typus erscheint die Narbe, von oben gesehen, als Kreis, bei dem zweiten Typus als schmale Ellipse. Die zentrische Narbe findet sich bei *Lupinus, Laburnum* und *Cytisus purpureus;* die kammförmige bei *Ulex, Cytisus scoparius, Genista sagittalis* und *Genista pilosa. Spartium junceum* ließe sich dem zweiten Typus anreihen, wenn man nicht wegen der eigentümlich gebogenen Papillen und des anstatt der Haare die Narbe umgebenden Kragens aus verholzter Epidermis einen eigenen Typus für diese Gattung vorsieht. Es zeigt sich also, daß die Form der Narbe nicht parallel geht der bei Engler-Prantl adoptierten Gattungseinteilung. Doch kann erst eine eingehende Untersuchung von mehr Gattungen und Spezies, die an frischem oder alkoholkonserviertem Material ausgeführt werden müßte, zeigen, ob der Narbenbau besser als die bisher verwendeten Merkmale zu einer Klassifizierung geeignet ist. Auffallend ist jedenfalls, daß *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* im Narbenbau nahe verwandt scheinen, zwei Spezies, die früher beide zur Gattung *Cytisus* gerechnet worden sind, bis Grisebach die Gattung *Laburnum* auf Grund des Fruchtbaues abgliederte.

II. **Sophoreae.**

Zur Verfügung stand mir Alkoholmaterial von *Sophora japonica*, im übrigen nur Herbarmaterial. Doch erwiesen sich sowohl die alkoholkonservierte *Sophora japonica* als auch das Herbarmaterial zur genauen Untersuchung als ungeeignet. Zu sicheren Resultaten konnte ich deshalb nicht gelangen.

III. **Podalyrieae.**

Untersucht wurden *Baptisia australis* nach lebendem Material und *Anagyris foetida* nach Herbarmaterial.

1. *Anagyris. Anagyris foetida* zeichnet sich durch einen sehr kurzen Griffel aus, der den Fruchtknoten gradlinig fortsetzt und nur am obersten Ende eine kurze und schwache Biegung ausführt. Die Narbe entspricht in ihrem Bau vollkommen der von *Laburnum.* Eine einzellige Papillenschicht, die Sekret unter der Kutikula absondert, sitzt einem dickwandigen, lückenlos schließenden Parenchym auf und wird von hakenförmig nach innen gebogenen Haaren eingeschlossen. Von oben gesehen erscheint diese Narbe ungefähr kreisförmig.

2. *Baptisia. Baptisia australis* erinnert in dem fast ungebogenen Griffel an *Anagyris.* Doch die Narbe ist erheblich kleiner als dort. Sie stellt ein winziges, von Haaren umgebenes Köpfchen dar, dessen Querdimensionen geringer sind als die des Griffels, während ja bei *Anagyris* das Narbenköpfchen die Dimensionen des Griffels übersteigt. Auf Längsschnitten bemerkt man die Papillen, die typischen Bau aufweisen. Sie sitzen auf einem farblosen, kleinzelligen Parenchym, in dem aber — im Gegensatz zu allen bisher behandelten Arten — kleine, sekreterfüllte Interzellularen auftreten, wie wir sie in viel reicherer Ausbildung bei

den folgenden Unterabteilungen vorfinden werden. Es können demnach die *Podalyrieae* als Übergänge zwischen den *Genisteae* und den anderen Gruppen bezeichnet werden.

Übrigens ist nicht bei allen *Podalyrieae* der gerade, gestreckte Griffel ausgebildet wie bei *Baptisia* und *Anagyris*. An Herbarmaterial von *Podalyria myrtifolia* überzeugte ich mich, daß hier der gleiche rechtwinklig vom Fruchtknoten abstehende Griffel sich vorfindet wie etwa bei *Cytisus purpureus*.

IV. **Trifolieae.**

Untersucht wurden Vertreter der Gattungen: *Ononis, Trigonella, Medicago, Trifolium, Melilotus*.

1. *Ononis*. Eingehend untersucht wurde nur *Ononis hircina*. Auf dem außerordentlich kurzen Fruchtknoten erhebt sich der dünne, fadenförmige Griffel zunächst gradlinig und biegt dann in seinem oberen Drittel im stumpfen Winkel um. Er trägt an seinem Ende ohne nennenswerte Anschwellung eine Narbe von kreisrundem Querschnitt, die durch die Vorsprünge ihrer Epidermiszellen schon mit der Lupe papillös aussieht. Ein Längsschnitt durch diese Narbe zeigt nach Zusatz von Sudan das ölige Sekret bis zu beträchtlicher Tiefe in dem Narbenparenchym. Bei genauerer Untersuchung ergibt sich, daß eine ziemlich derbe Kutikula als eine zusammenhängende Haut sich auf weite Entfernung hin von den Epidermiszellen abgehoben hat, so daß ein einheitlicher, die ganze Narbe überziehender, äußerer Sekretraum entsteht. Die Kutikula wird durch die Sekretbildung nicht gesprengt. Man findet demgemäß an schon geöffneten, unbestäubten Blüten die Narbe vollkommen intakt und ihre Kutikula unverletzt. Das unter der Epidermis liegende Grundgewebe besitzt im Gegensatz zu den *Genisteae* beträchtliche Interzellularen, die gleichfalls das Sekret enthalten. Aller Wahrscheinlichkeit nach gehen auch zwischen den Narbenpapillen Interzellularen hindurch, so daß der große äußere Sekretraum mit dem sekretführenden Interzellularensystem in Verbindung steht. Wird die Narbe mit einem festen Körper berührt, etwa mit einem feinen Pinsel gebürstet, so zerreißt die Kutikula und klappt in großen, nur an der Basis der Narbe noch festgehaltenen Fetzen von der Narbe zurück. Gleichzeitig tritt in großen, unregelmäßigen Tropfen das schleimige, stark lichtbrechende Sekret aus. (Über dessen Löslichkeit vergl. Seite 94.) Bei stärkerer Berührung wird die ganze Narbe zerrieben, d. h. ihre Struktur vollständig zerstört. Dieses sekretführende Grundgewebe füllt übrigens das ganze Narbenköpfchen aus und reicht als schmaler, spitz zulaufender Streifen noch etwas in das zentrale Gewebe des Griffelendes hinein. In der Peripherie des Griffels ist ein verholztes Sklerenchym ausgebildet, das bis zur Umbiegungsstelle reicht und in seiner mechanischen Funktion durch die gleichfalls verholzte Epidermis unterstützt wird.

2. *Trigonella*. Ich gebe hier zunächst nur die Beschreibung von *Trigonella foenum graecum*. *Trigonella caerulea* Ser. = *Meli-*

lotus caeruleus Desr. soll bei der Gattung *Melilotus* besprochen werden.

Der Griffel von *Trigonella foenum graecum* schließt fast gradlinig an den Fruchtknoten an und biegt sich nur sehr schwach um, so daß die Endfläche der fast zentrischen Narbe wieder parallel zur Außenkontur des Fruchtknotens steht. Der Griffel ist in seiner unteren Hälfte nur wenig schmäler als der Fruchtknoten und hat hier runden Querschnitt. Im oberen Teil wird er von der Seite her zusammen gedrückt, und sein Querschnitt erscheint dementsprechend elliptisch. Die Narbe selbst, die die Dimensionen des anstoßenden Griffels übertrifft, hat im Querschnitt die Gestalt einer nach hinten verschmälerten Ellipse. Das Narbenköpfchen besteht aus einem sehr lockeren Parenchym, das von einem außerordentlich reichen und unregelmäßig nach allen Richtungen hin verlaufenden Interzellularensystem durchsetzt wird. Da alle diese Interzellularen Sekret enthalten, zeigt ein mit Sudan behandelter Längschnitt nur verhältnismäßig wenig und kleine, farblose Zellräume; die Hauptmasse macht also das Sekret aus. Die Zellen der Epidermis beteiligen sich ebenso wie die Zellen im Innern des Narbengewebes an der Sekretbildung. Infolgedessen sind sie in der ausgewachsenen Narbe getrennt durch Interzellularen, die die Zell-Dimensionen um das doppelte übersteigen. An geeigneten Schnitten konnte festgestellt werden, daß auch zwischen Kutikula und Zellhaut der Epidermiszellen Sekret ausgebildet wird. Es konnten Stadien beobachtet werden, wo das Sekret an den meisten Stellen die Abhebung der Kutikula schon besorgt hatte, während diese an einigen Stellen den sich papillös vorwölbenden Epidermiszellen noch fest aufsaß.

3. *Medicago.* Untersucht wurden die Spezies: *Medicago sativa, Medicago falcata* und *Medicago lupulina.*

Der Griffel von *Medicago sativa* fällt in die Verlängerung des Fruchtknotens und ist von diesem durch eine geringe Einschnürung getrennt. Er ist mit dem Fruchtknoten verglichen in der Mediane etwas verbreitert, erfährt dafür aber eine seitliche Zusammendrückung, so daß sein Querschnitt die Gestalt einer Ellipse besitzt. In seinem oberen Teil verschmälert er sich wieder und biegt derart nach hinten um, daß die Endfläche der Narbe wieder in die Richtung des Fruchtknotens fällt. Die Narbe besitzt, in der Fläche gesehen, die Gestalt einer vollkommen runden, etwas vorgewölbten Scheibe. Sie hat eine bedeutend größere Breite als das Griffelende und ist von diesem noch durch einen Kranz von Haaren abgesetzt, die über ihren Rand hinüberreichen und sie so seitlich vollkommen schützen. Macht man einen Längsschnitt, so sieht man, wie die in Längsreihen einander folgenden Zellen des Griffels in der Narbe ihren seitlichen Verband lockern, sich so vollständig trennen und nur noch mit ihren schmalen Querwänden in Zusammenhang bleiben. Die Zwischenräume zwischen den so gebildeten Zellfäden sind mit dem Narbensekret vollständig ausgefüllt. Die wegen der überaus reichlichen Sekretbildung in dasselbe gleichsam eingebettet erscheinenden Zellreihen bestehen meist aus drei, höchstens vier

übereinander liegenden, schmalen, langgestreckten Zellen. Auch zwischen Epidermis und Kutikula hat diese Sekretbildung stattgefunden; denn an vielen Schnitten läßt sich die abgehobene Kutikula entweder intakt als geschlossenes Häutchen oder nur mehr in einzelnen Fetzen erhalten über der Narbe erkennen.

Die Festigkeit wird auch hier durch die verholzte Epidermis und durch ein subepidermales Sklerenchym bewirkt. Doch lassen sich solche mechanischen Elemente nur in der oberen Hälfte des Griffels nachweisen, in der unteren fehlen sie.

Medicago falcata zeigt in Griffelform und Narbenanatomie keinen wesentlichen Unterschied gegen *Medicago sativa.* Von beiden unterscheidet sich *Medicago lupulina* durch einen kürzeren und



Figur 5.
Längsschnitt durch Griffelende und Narbe von *Trifolium pannonicum.*
S Narbensekret. *Gk* Griffelkanal. Vergr. 72.

gedrungeneren Griffel, im übrigen gleicht diese Spezies den erwähnten in jeder Hinsicht.

4. *Trifolium.* Zur Untersuchung gelangten: *Trifolium pannonicum, Trifolium rubens, Trifolium repens, Trifolium procumbens, Trifolium medium* und *Trifolium pratense.*

Der lange, fadenförmige Griffel von *Trifolium pannonicum* ist längs seiner größten Ausdehnung vollständig gerade gestreckt. Erst kurz vor Beginn der Narbe erfährt er eine Biegung, die bewirkt, daß das Griffelende ein hakenförmiges Aussehen bekommt. Etwa an dem höchsten Punkt des Griffels beginnt die Epidermis papillös zu werden. Von da an zieht sich die Narbe als farbloser, papillöser, breiter Rand in der Mediane über das Ende des Griffels

hinweg und auf der andern Seite noch ein Stück in den von dem hakenförmig eingekrümmten Griffelende gebildeten Winkel hinein. Demgemäß erhält man auf einem Querschnitt, den man durch das Ende des Griffels legt, folgendes Bild. Der Querschnitt hat die Gestalt einer Ellipse, deren kleine Achse etwa die Hälfte der großen ist. Zerlegt man die Ellipse, durch 2 Sehnen senkrecht zu ihrer Hauptachse in drei ungefähr gleiche Teile, so ist der mittlere Teil vom Grundgewebe des Griffels gebildet, während die beiden äußeren Segmente von dem Narbengewebe eingenommen werden. Daß auch hier die Narbe reichlich Sekret enthält, läßt sich schon leicht makroskopisch demonstrieren. Bei einigem Druck auf irgend eine Stelle im oberen Teil des Griffels tritt aus der Narbe ein Tröpfchen von beträchtlicher Größe dieses Sekretes aus. Der feinere anatomische Bau der Narbe, wie er sich auf einem Längsschnitt darstellt, ist folgender (vergl. Figur 5): Das Grundgewebe des Griffelendes besteht aus in der Richtung des Griffels langgestreckten Zellen. Nach den von der Narbe eingenommenen Rändern zu lösen sich, ähnlich wie es bei *Medicago* beschrieben wurde, die von hintereinanderliegenden Zellen gebildeten Längsreihen und bilden divergierende Zellfäden. Die Trennung der Zellen wird durch die Sekretbildung vollzogen. Diese beginnt, wie an jüngeren Stadien festgestellt wurde, zwischen den Epidermiszellen. Dieselben zeigen in solchen Entwicklungsstadien eine hohe, zylindrische Gestalt und führen charakteristische langgestreckte Kerne. Gegen das Grundgewebe sind sie noch ziemlich scharf abgehoben. Später dringt die Sekretbildung weiter ins Innere vor, bis etwa zur dritten oder vierten unter der Epidermis liegenden Zellschicht, die Grenze zwischen Epidermis und Grundgewebe vollständig verwischend. Die Sekretbildung ist eine so reichliche, daß die durch sie entstandenen Interzellularen etwa die doppelte bis dreifache Ausdehnung annehmen wie die Zellumina selber. Das Sekret ist hier wie bei *Medicago, Ononis, Trigonella,* sowie allen in der Folge zu beschreibenden Arten gegen sämtliche Lösungsmittel resistent. Durch mehrstündiges Kochen war es nicht zu entfernen. Auch gelang es weder mit Alkohol, Äther oder Chloroform, es vollständig zu lösen. Selbst gegen Javellenwasser, Kalilauge und Chloralhydrat zeigt es sich widerstandsfähig. Nach Anwendung dieser Lösungsmittel erhält man immer noch die charakteristische Rotfärbung mit Sudanglyzerin. Dank dieser Eigenschaft war es möglich, auf Mikrotomschnitten trotz der verschiedenen anzuwendenden Bäder das Sekret zu erhalten und seine Bildung zu studieren. Bei Anwendung des bekannten Dreifarbenverfahrens (Safranin, Gentianaviolett, Orange G.) nahm das Sekret eine intensive Safraninfärbung an.

Daß durch die Sekretbildung auch hier die Abhebung der Kutikula bewerkstelligt wird, war etwas schwerer als bei *Medicago* festzustellen. Doch ließ sich an einigen Schnitten folgendes deutlich erkennen: Über die Epidermis der Narbe und die dazwischen liegende Sekretschicht zog sich, das Sekret abschließend, ein feines Häutchen, zweifellos die Kutikula. An einzelnen Papillen schien sie noch nicht ganz losgelöst, dagegen war sie an anderen vollständig abgehoben.

Im Gegensatz zu *Medicago* sei hervorgehoben, daß Randhaare hier nicht ausgebildet sind. Es möge auch noch festgestellt sein, daß zur mechanischen Festigung des dünnen Griffels in seinem oberen Teil die stark verdickte Epidermis auf der Innenseite verholzt ist und darunter ein einseitiger Belag verholzten Sklerenchyms ausgebildet ist. Das Gefäßbündel, das den Griffel in der Mediane durchzieht, endet mit einigen Schraubentracheiden etwa an der Umbiegungsstelle.

In Griffelform und Narbenbau nicht wesentlich verschieden von *Trifolium pannonicum* sind: *T. rubens, T. medium* und *T. pratense.* Erwähnt sei nur, daß der die Narbe tragende Teil des Griffels vielleicht etwas weniger hakenförmig ausgebildet ist und etwa bloß im Winkel von 90° gebogen erscheint.

Entsprechend der geringeren Größe der Blüte ist bei *Trifolium procumbens* und *T. repens* der Griffel nicht so lang wie bei den vorigen Formen. Auch ist er verhältnismäßig kräftiger ausgebildet.

5. *Melilotus.* Die beiden untersuchten Arten *Melilotus officinalis* und *Melilotus albus* weisen eine solche Übereinstimmung hinsichtlich des Griffel- und Narbenbaues auf, daß sie einer getrennten Beschreibung nicht bedürfen. An den länglichen Fruchtknoten setzt gradlinig der nur wenig gekrümmte Griffel an. Seinem Ende sitzt nach vorn gerichtet die von oben gesehen elliptische, gegen den Griffel verbreiterte Narbe auf. Ihre Ansatzfläche sitzt schief auf der Achse des Griffels. Auch hier enthält die Narbe reichlich öliges Sekret, das schon in großen Mengen ausfließt, wenn die Narbe mit Wasser in Berührung kommt. Die Anatomie der Narbe ordnet sich dem bei *Medicago* und *Trifolium* geschilderten Typus unter. Hervorgehoben sei noch, daß auch hier die Narbenhaare gänzlich fehlen und die papillöse Narbe also von allen Seiten vollkommen frei ist.

Wie schon oben mitgeteilt, wollten wir die Spezies *Trigonella caerulea* Ser. oder *Melilotus caeruleus* Desr. hier anreihen, weil die Gestalt ihres Gynoeceums sie hierher verweist. Die Griffelform ist die der beiden erwähnten Spezies. Allerdings sitzt die Narbe nicht so einseitig auf, sondern bildet eine fast kugelige Anschwellung des Griffelendes. Über ihre Anatomie ist nichts Neues hinzuzufügen. Es empfiehlt sich hiernach also unbedingt, die mit so verschieden gebauten Griffeln und Narben ausgestatteten Spezies *Trigonella foenum graecum* und *Trigonella caerulea* nicht einer Gattung einzuverleiben, sondern letztere Spezies als *Melilotus caeruleus* zu bezeichnen, in welche Gattung sie sich wenigstens auf Grund der in dieser Arbeit allein berücksichtigten Eigenschaften natürlich einordnet.

V. **Loteae.**

Eingehend wurden untersucht: *Anthyllis vulneraria, Lotus corniculatus, Tetragonolobus purpureus* und *Tetragonolobus siliquosus.* Die drei letztgenannten Spezies sind bei Engler-Prantl alle in der Gattung *Lotus* vereinigt Wir beginnen mit dieser Gattung.

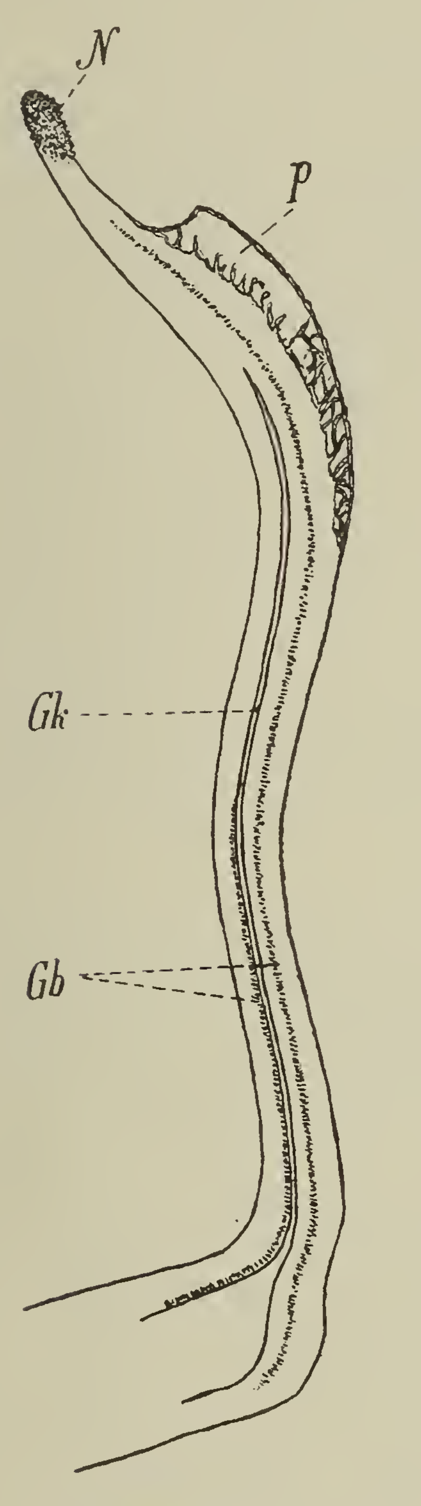
1. *Lotus.* Der dünne Griffel von *Lotus corniculatus* setzt rechtwinklig an den Fruchtknoten an. In seinem unteren Teil ist er abgeflacht; wie der Querschnitt lehrt, hat er eine etwas gewölbte Hinterseite und eine flache Vorderseite, auf welcher aber eine schwach vorspringende Leiste verläuft. Gegen das obere Ende hin rundet sich der Griffel ab; daselbst zeigen seine Epidermiszellen dachziegelartige Vorsprünge. In seinem obersten Viertel ist er sanft nach hinten gebogen. Am Ende trägt er die gerade aufsitzende, fast kugelige Narbe, deren Oberfläche von besonders an den Seiten sich papillös vorwölbenden Epidermiszellen gebildet wird. Wie an Längsschnitten zu sehen ist, geht das zentral gelegene, noch lückenlos schließende Grundparenchym nach den Rändern hin allmählich in das eigentliche Narbengewebe über. Dies besteht aus lockerem, kleinzelligem Parenchym, in dessen weiten Interzellularen wieder reichlich Sekret angehäuft wird. Das Sekret kann ähnlich wie bei den *Trifolieae* durch die üblichen Lösungsmittel nicht entfernt werden. Auch die Epidermiszellen bilden Sekret aus, sowohl an ihren Seitenwänden als auch an ihrer Außenwand. Letztere Sekretbildung erfolgt in der üblichen Weise unter Abhebung der Kutikula als zusammenhängender Haut. Bürstet man die intakte Narbe mit einem feinen Pinsel, so platzt zunächst die Kutikula an der Spitze des Köpfchens, und das Sekret tritt hier in Tropfenform aus. Die seitlichen, etwas kräftiger ausgebildeten Papillen bleiben dabei noch unverletzt. Doch zeigt sich bei älteren, schon bestäubten Narben das ganze sekretführende Gewebe zerdrückt und die Struktur der Narben vollständig zerstört.

Es sei erwähnt, daß der Griffel von *Lotus corniculatus* in der Jugend nach hinten hakenartig eingerollt ist, eine Erscheinung, die ich nicht nur bei den dieser Gruppe angehörigen Tetragonolobusarten, sondern auch bei Vertretern anderer Gruppen, z. B. der *Galegeae*, konstatieren konnte.

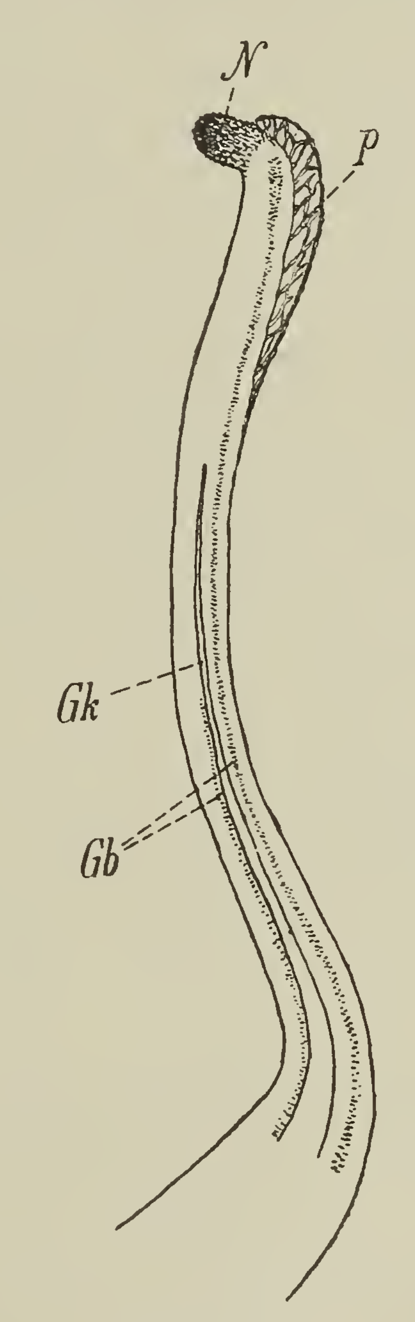
Es möge hier *Lotus Jacobaeus* kurz angereiht werden. Dieser hat einen fadenförmigen Griffel, der in geringer Entfernung von der Narbe ein kleines, aufwärtsgerichtetes Zähnchen zeigt. Dies besteht aus gewöhnlichem, mit einfacher Epidermis bedecktem Parenchym; in dasselbe tritt weder ein Gefäßbündel ein, noch zeigt es zum Griffelkanal irgend welche Beziehungen. Zum Unterschied von *Lotus corniculatus* sei bemerkt, daß die Narbe nicht gerade aufsitzt, sondern daß ihre Ansatzfläche einen schrägen Winkel mit der Achse bildet. Auch zeigt die Griffelepidermis keine dachziegelartigen Vorsprünge, sondern ist glatt.

Tetragonolobus siliquosus (vergl. Figur 6) besitzt einen kräftig ausgebildeten Griffel, der an den hohen vierkantigen Fruchtknoten in rechtem Winkel ansetzt; in seinem untern Teil ist er von hinten nach vorn zusammengedrückt. Gegen die Mitte hin biegt er sich etwas nach vorn, rundet sich ab und schwillt dann an, indem sich an seiner Vorderseite ein mächtiger Wulst hervorwölbt, der in seinem Innern von lockerem Parenchym und mächtigen, lufterfüllten Interzellularen gebildet wird. Eine Vertiefung am oberen Ende dieses Wulstes, die auch Kirchner (Beiträge. 1890) erwähnt, wird

durch eine Einsackung der Epidermis in das lockere Parenchym gebildet. Dann biegt der Griffel wieder nach rückwärts um und verjüngt sich, bis er an seinem Ende als scharf abgesetzten, walzenförmigen Zahn die Narbe trägt. Der Griffelkanal ist etwa bis zur Mitte der wulstartigen Anschwellung zu verfolgen. Er wird begleitet von zwei Gefäßbündeln. Das schwächere, welches auf der Hinterseite verläuft, endet schon etwa in der Mitte des Griffels.



Figur 6.
Längsschnitt durch den Griffel von *Tetragonolobus siliquosus.*
Gb Gefäßbündel. *Gk* Griffelkanal. *P* Lockeres Parenchym. *N* Narbe.
Vergr. 13.



Figur 7.
Längsschnitt durch den Griffel von *Tetragonolobus purpureus.*
Gb Gefäßbündel. *Gk* Griffelkanal. *P* Lockeres Parenchym. *N* Narbe.
Vergr. 13.

Das andere läßt sich bis zum Beginne der Narbe verfolgen. Die Narbe ist ganz von dem genau wie bei *Lotus* aussehenden Sekretgewebe erfüllt. Die Abhebung der Kutikula erfolgt in der gleichen Weise. Das mechanische Gewebe beginnt am Grunde des Griffels

mit einem auf der Oberseite unter der dort ebenfalls verholzten Epidermis verlaufenden Sklerenchymstrang. Dieser teilt sich bald darauf und bildet zwei auf den Flanken des Griffels etwas vorgewölbte Leisten. Unterhalb des parenchymatischen Wulstes sind diese beiden Holzstränge durch die auf der ganzen Vorderseite verholzte Epidermis verbunden.

Der Griffel von *Tetragonolobus purpureus* (vergl. Figur 7) erscheint zunächst unter wesentlich anderer Gestalt. Doch lassen sich bei genauerem Zusehen alle charakteristischen Eigentümlichkeiten von *Tetragonolobus siliquosus* auch bei ihm nachweisen. Der Griffel setzt unter stumpfem Winkel an den Fruchtknoten an und zeigt eine gleichmäßige, nach vorn konkave Biegung. Als Narbe trägt er an seinem Ende einen zahnartigen Fortsatz, der den gleichen Bau wie die Narbe von *Tetragonolobus siliquosus* besitzt. Während aber die Siliquosusnarbe den Eindruck macht, als ob sie endständig wäre, springt der Narbenzahn von *T. purpureus* unterhalb der Spitze fast rechtwinklig vom Griffel ab. Zugleich weist der Griffel selbst an dieser Stelle auf der Außenseite ein von mächtigen, lufterfüllten Interzellularen durchzogenes Parenchym auf. Macht man an dieser Stelle einen Querschnitt durch den Griffel, so ist dieser fast dreieckig, dabei wird die eine Dreieckskante von dem schwammigen Parenchym gebildet, und die Mitte der gegenüberliegenden Dreiecksseite ist von zwei Sklerenchymsträngen eingenommen, die sich auf weite Entfernungen hin verfolgen lassen und am oberen Ende sich vereinigen. Eine verholzte Epidermis verbindet diese beiden Stränge.

Wie erwähnt, sind die Griffel der beiden *Tetragonolobus* in der Jugend nach hinten eingerollt. Untersucht man solche jungen Stadien, so erkennt man, daß auch die Narbe von *Tetragonolobus purpureus* ursprünglich endständig angelegt wird. Nur infolge verstärkten Wachstums auf der Unterseite erscheint sie im reifen Zustande als seitlicher Zahn.

2. *Anthyllis.* Der dünne Griffel von *Anthyllis vulneraria,* der die gradlinige Fortsetzung des Fruchtknotens bildet, ist im oberen Teil gerade an der Stelle, wo er die Staminalröhre verläßt, ziemlich scharf im stumpfen Winkel nach innen gebogen. Direkt an der Biegungsstelle ist er wulstartig verdickt. Diese Anschwellung wird dadurch bewirkt, daß das zarte Gewebe an dieser Stelle sich lockert und ein mit Interzellularen versehenes Parenchym bildet. Am Ende sitzt das stark verbreiterte, kugelige Narbenköpfchen mit etwas nach vorn geneigter Ansatzfläche. Ein wesentlicher Unterschied von den beschriebenen Loteen besteht im Bau der Narbe nicht.

Die untersuchten Formen haben offenbar vieles miteinander gemein. Doch dürfte es schwer fallen, nach dem Bau der Narbe sie von den Trifolieen zu scheiden. Gemeinsam haben sie mit diesen die Sekretbildung durch die ganze Narbe hindurch und die Abhebung einer einheitlichen Kutikula. In der schwammigen Beschaffenheit der Sekretionsschicht stimmen die *Loteae* ebenfalls mit den *Trifolieae* überein, wenn man von den Gattungen *Trifolium*

Medicago und *Melilotus* absieht, bei welchen das Narbengewebe durch die Sekretbildung in einzelne Zellreihen zerlegt wird. Auch das Fehlen der derben Narbenhaare ist bemerkenswert, was freilich für die *Trifolieae* nicht durchgängig zutrifft. Recht charakteristisch ist aber für die *Loteae* das im Griffel entwickelte, schwammige, lufterfüllte Gewebe, das in exquisiter Ausbildung bei *Tetragonolobus,* weniger deutlich bei *Anthyllis* ausgebildet ist, dagegen bei *Lotus corniculatus* fehlt.

VI. **Galegeae.**

Die untersuchten Formen ordnen sich dem Engler-Prantlschen Systeme in folgender Weise ein:

Galegeae-Indigoferinae: Indigofera Dosua,
„ *-Psoraliinae: Amorpha fruticosa,*
„ *-Tephrosiinae: Galega officinalis,*
„ *orientalis,*
„ *-Robiniinae: Robinia pseud-acacia,*
„ *-Coluteinae: Clianthus puniceus* Sol.,
Colutea arborescens,
Sutherlandia frutescens,
Swainsonia atrococcinea.
„ *-Astragalinae: Caragana arborescens,*
Astragalus ponticus,
„ *cicer,*
„ *galegiformis.*

Da bei den meisten hier untersuchten Spezies wesentlich neue Tatsachen nicht festzustellen waren, will ich von einer eingehenden Beschreibung jeder einzelnen Art absehen und nur zusammenfassend die hauptsächlichsten Gesichtspunkte hervorheben.

Fassen wir zunächst allein die Gestalt des Griffels ins Auge, so lassen sich unterscheiden:

a. Formen mit rechtwinklig gebogenem Griffel: *Indigofera Dosua, Galega orientalis* und *G. officinalis, Colutea arborescens, Swainsonia atrococcinea, Clianthus puniceus, Astragalus ponticus, A. galegiformis* und *A. cicer.*
b. Formen mit stumpfwinklig gebogenem Griffel: *Robinia pseud-acacia, Sutherlandia frutescens, Caragana arborescens.*
c. Formen mit unregelmäßig gebogenem Griffel: *Amorpha fruticosa.*

Bei sämtlichen Vertretern der *Robiniinae* und *Coluteinae* fällt uns die hier zum ersten Mal vorkommende, in ihrer Gesamtheit als Griffelbürste bezeichnete Behaarung des Griffels auf. Es ist diese Behaarung auf die Griffeloberseite beschränkt bei *Colutea, Swainsonia* und *Clianthus;* bei *Sutherlandia* tritt zu dieser einseitigen Griffelbürste noch ein allseitig ausgebildeter Haarkranz unmittelbar unter der Narbe hinzu. Bei *Robinia* endlich wird die Griffelbürste durch eine im oberen Viertel des Griffels ringsum

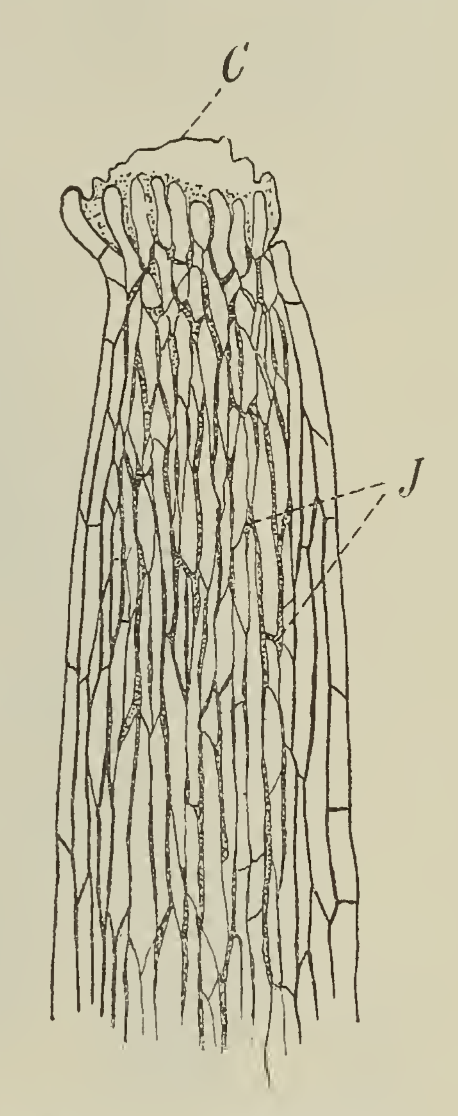
gleichmäßig ausgebildete Behaarung gebildet. Es erübrigt sich, auf Details in der Ausgestaltung der Griffelbürste hier einzugehen. Sie ist von Systematikern und Blütenbiologen eingehend genug behandelt worden. Die Griffelbürstenhaare erinnern zwar im Aussehen und in der Wanddicke durchaus an die bisher erwähnten Narbenhaare (sie sind dickwandig doch meist länger als jene); aber sie unterscheiden sich von ihnen eben dadurch, daß sie nicht bloß als Kranz die Narbe umgeben, sondern weiter von der Narbe abgerückt und über den ganzen Griffel verteilt sind. Auch sie zeigen keinerlei Verholzung.

Am Ende des Griffels befindet sich die Narbe. Bei *Indigofera Dosua, Galega officinalis* und *Galega orientalis, Robinia pseudacacia, Caragana arborescens, Astragalus ponticus* und *A. galegiformis* ist sie ein gerade aufsitzendes, radiär ausgebildetes Köpfchen, das mehr oder weniger von den es umgebenden Randhaaren eingehüllt wird. Bloß als geringe, kaum merkliche Anschwellung des Griffelendes ist die Narbe bei *Amorpha fruticosa* ausgebildet. Sie wird hier durchzogen von dem frei nach außen mündenden, glatten, mit Kutikula ausgekleideten Griffelkanal. Eine kugelige, aber nach der Griffelinnenseite zu geneigte Narbe besitzen *Clianthus puniceus* und *Sutherlandia frutescens.* Erstere Spezies hat eine vollständig ungeschützte Narbe, während die von *Sutherlandia frutescens* von den obersten Haaren der Griffelbürste allseitig umgeben wird. Ebenfalls etwas einseitig nach der Innenseite geneigt sitzt die Narbe von *Swainsonia atrococcinea.* Doch ist sie im Gegensatz zu allen bisherigen Narben, die eine zum Teil bedeutende Anschwellung des Griffelendes bildeten, im medianen Sinn gegen das anstoßende Griffelende verschmälert. Einseitig ist auch die Narbe von *Astragalus cicer;* diese ist nicht als distinktes Köpfchen differenziiert, sondern sie stellt einfach die papillös ausgebildete Oberfläche des nur wenig keulig angeschwollenen Griffelendes dar. Die papillöse Ausbildung bezieht sich indes nur auf die Spitze und die etwas schräg zulaufende Vorderseite des Griffels.

Im anatomischen Bau der Narbe sind die *Galegeae* in keinen wesentlichen Punkten von den vorher beschriebenen *Loteae* verschieden. Wir finden hier dasselbe sekretdurchsetzte Gewebe, das allerdings bei den Spezies, wo die Sekretabsonderung in nicht so großem Maße stattfindet, den schwammigen Charakter nicht so deutlich annimmt. Die Abhebung der Kutikula erfolgt in der gleichen Weise wie dort. Erwähnenswert ist noch, daß, ähnlich wie bei den Loteen, an jungen Entwicklungsstadien eine hakenförmige Einrollung des Griffelendes festgestellt wurde.

Einer hier auftretenden Besonderheit wegen sei auf die *Astragalinae* etwas näher eingegangen. Dem, wie schon oben erwähnt, stumpfwinklig vom Fruchtknoten abbiegenden Griffel von *Caragana arborescens* sitzt als kleines, gegen das anstoßende Griffelende etwas verschmälertes Köpfchen die Narbe auf. Sie ist von kurzen Haaren eingefaßt. Anatomisch zeigt sie folgendes Verhalten (vergl. Figur 8): Die Epidermiszellen, die sich von den etwas höheren Narbenhaaren nicht wesentlich in der Form unter-

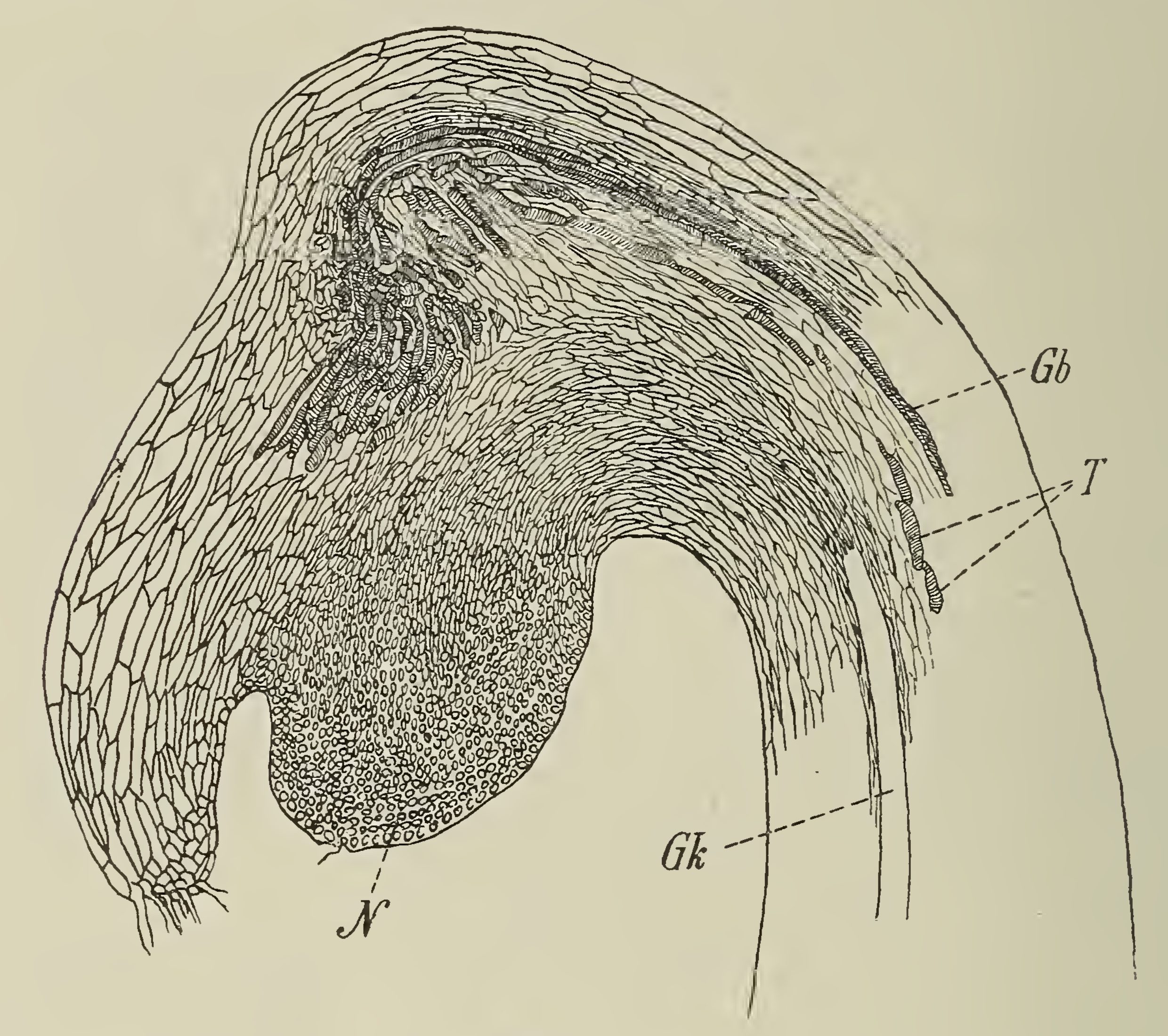
scheiden, sind zylindrisch gestaltete Zellen mit vorgewölbter Kuppe. Sie schließen trotz der Sekretbildung, die zwischen ihnen stattgefunden hat, ziemlich dicht zusammen. Die Kutikula hat sich aber vollständig von ihnen losgelöst und ist als geschlossenes Häutchen abgehoben. Die Sekretbildung setzt sich unter der Narbenepidermis in das Griffelgrundgewebe hinein fort, indem hauptsächlich zwischen den Längswänden der langgestreckten Griffelzellen ebenfalls langgestreckte, schmale, sekreterfüllte Interzellularen auftreten. Dieses sekretführende Gewebe bildet hier einen den Griffel verhältnismäßig weit hinunterreichenden zentralen Strang, der von einem interzellularenfreien Gewebering umgeben wird. Er endet jedoch, ehe der von unten kommende Griffelkanal noch deutlich wahrgenommen werden kann. Dieses im Griffel als zentraler Strang fortgesetzte Gewebe ist auch bei den untersuchten Astragalusarten vorhanden. In anderer Hinsicht zeigen sich jedoch die drei untersuchten Spezies dieser Gattung recht verschieden gestaltet. Was zunächst die Form des Griffels anlangt, ist folgendes hervorzuheben: *Astragalus galegiformis* hat einen dünnen, rechtwinklig an den Fruchtknoten ansetzenden Griffel, bei *Astragalus ponticus* ist er bedeutend länger, fällt mit seinem größten Teil in die Verlängerung des Fruchtknotens und ist erst im oberen Drittel unter einem Winkel von 90° umgebogen. *Astragalus cicer* hat einen bedeutend kräftigeren, nach oben sich allmählich verjüngenden und ebenfalls am oberen Ende erst rechtwinklich umgebogenen Griffel. Auch in der Narbenform zeigen sich beträchtliche Differenzen. *Astragalus galegiformis* hat ein kleines, ziemlich abgeflachtes Narbenköpfchen von derselben Breite wie das anstoßende Griffelende. Seine Ansatzstelle wird durch einen Kranz überragender Haare markiert. *Astragalus ponticus* zeigt eine deutlich durch eine Einschnürung vom Griffel abgehobene und weit als kugeliges, papillöses Köpfchen sich vorwölbende Narbe, die am Grunde von einem Kranz kleiner Randhaare umgeben ist. Wie schon oben hervorgehoben wurde, ist die Narbe von *Astragalus cicer* die papillöse Spitze und schräg daran ansetzende Vorderfläche des etwas keulig angeschwollenen Griffelendes. Betont sei noch einmal, daß wie bei *Caragana* das sekretführende Gewebe der Narbe sich im Griffel noch eine Strecke weit als zentraler, in seinen langgestreckten Interzellularen das Sekret ausscheidender Strang fortsetzt. Hier konnte z. B. bei *Astragalus galegiformis* festgestellt werden, daß der Sekretstrang das Ende des Griffelkanals erreicht; ja er umschließt diesen sogar und begleitet ihn noch ein Stück abwärts.



Figur 8. Längsschnitt durch Griffel und Narbe von *Caragana arborescens.* *C* abgehobene Kutikula. *J* sekretführende Interzellularen des Griffels. Vergr. 100.

Zweifellos am meisten Interesse bietet die Gattung *Colutea* der *Galegeae.* Sie nimmt in der Gestaltung des Griffels und der Narbe eine einzigartige Stellung nicht bloß unter den *Galegeae,* sondern unter allen untersuchten Papilionaceen ein. Bei Kirchner (Neue Beobachtungen . . . 1886) findet sich schon eine Beschreibung dieses sonderbaren Gynoeceums.

Der Fruchtknoten setzt sich zunächst eine kurze Strecke in gerader Richtung in dem kräftig entwickelten Griffel von elliptischem Querschnitt fort. Dann biegt er jedoch in rechtem Winkel nach hinten um, und bald nimmt sein Querschnitt dreieckige Gestalt an. An den zu beiden Seiten der Hinterseite gelegenen Kanten trägt er nach oben und seitwärts gerichtete Borsten — die Griffelbürste.

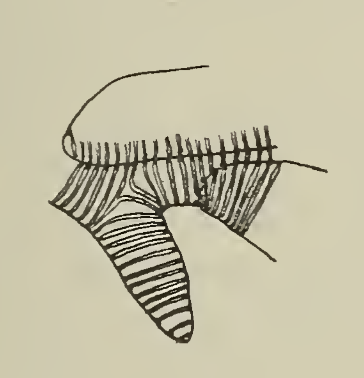


Figur 9.
Längsschnitt durch Griffelende und Narbe von *Colutea arborescens.*
Gb Gefäßbündel. *T* Isolierte Tracheiden. *Gk* Griffelkanal. *N* Narbe.
Vergr. 30.

Am Ende ist der Griffel so eingerollt, daß seine Spitze nach abwärts sieht. Gerade an der Stelle der schärfsten Biegung ist er angeschwollen, um dann im abwärts gerichteten Teil gegen das Ende hin schnell auszukeilen. Auch an der Biegung und noch bis zur Spitze sitzen Haare der Griffelbürste und zwar immer am Rande der Hinterseite. Sie springen hier von allen Seiten in den vom Griffelende gebildeten Winkel vor oder sind nach der Seite gerichtet. In diesem Winkel, schon auf dem abwärts gerichteten Teil, entspringt der Innenseite des Griffels als ein halbkugeliges Zähnchen die Narbe. Daß die in den Winkel vorspringenden Haare, wie

Kirchner annimmt, die Narbe gegen den Pollen der eigenen Blüte schützen, erscheint mir unwahrscheinlich. Sieht man doch an noch nicht besuchten Blüten den vom Griffel gebildeten Haken, in den die Narbe hineinragt, mit Pollen der eigenen Blüte angefüllt und gerade durch die dort vorhandenen Haare ziemlich fest haften.

Der Längsschnitt (vergl. Figur 9) durch die Narbe gibt folgendes Bild: Das Grundgewebe wird aus langgestreckten, dünnwandigen Zellen gebildet. Der Griffelkanal ist bis zu der Stelle, wo die Biegung beginnt, deutlich zu verfolgen. Von da aus führt, seine Fortsetzung bildend, ein aus stark tingierbaren Zellen bestehendes Leitgewebe im Bogen zu der in den Winkelraum vorragenden Narbe und geht in derselben in sekretführendes Narbengewebe über. In der Mediane verläuft ein Gefäßbündel, das bis zum Ende des Griffels mit einem Siebteil ausgestattet ist. Außer diesem Gefäßbündel finden sich aber in größerer Nähe des Griffel-





Figur 10.
Tracheiden aus der Griffelspitze von *Colutea arborescens.*
Vergr. 270.

kanals auf der Vorderseite mehrere isolierte Gefäßstränge; sie sind im allgemeinen halbkreisförmig um den Griffelkanal herum angeordnet. Wie man am Längsschnitt erkennt, verlaufen diese Stränge getrennt vom Hauptbündel bis zur höchsten Stelle des Griffels. Hier vereinigen sich beide und biegen dann plötzlich in der Richtung nach der Narbe hin um. Die Biegung ist begleitet von einer Vermehrung der tracheidalen Elemente. Diese sind, wie der Querschnitt durch die Griffelspitze lehrt, hier etwa kreisförmig angeordnet. Durch die Richtungsänderung wird offenbar eine Störung der Polarität der Gefäßelemente bedingt; man findet nämlich in diesem Teil merkwürdig gestaltete Tracheiden (vergl. Fig. 10), die ähnliche Formen aufweisen, wie sie Vöchting in verkehrt transplantierten Gewebestücken angegeben hat. (Vöchting, 1892, Über Transplantation am Pflanzenkörper.) Schließlich enden die vereinigten Gefäßstränge gerade über der Narbe. Diese ist von kleinen, ziemlich runden Zellen gebildet, die in gewohnter Weise in ihren Intercellularen das Sekret absondern. Ebenso wird die Kutikula in der schon oft beschriebenen Weise über den Epidermiszellen abgehoben. Die Narbe von *Colutea* wird sehr früh angelegt. Sie ist als seitlicher Wulst schon an Stadien zu erkennen, wo von der

Einkrümmung des Griffels noch nichts zu merken ist. Es scheint, als ob sie endständig angelegt und erst sekundär durch stärkeres Wachstum der Vorderseite des Griffelendes auf die Hinterseite gedrängt würde.

Denselben Bau besitzen, wie ich mich an Herbarmaterial überzeugen konnte, auch andere Coluteaarten, z. B. *Colutea Pocockii, Colutea orientalis* und *Colutea cilicica.*

VII. **Hedysareae.**

Untersucht wurden bloß Vertreter der *Hedysareae-Coronillinae* und *Hedysareae-Euhedysarinae* und zwar:

Hedysareae-Coronillinae: Scorpiurus vermiculatus,
Coronilla varia,
„ *glauca,*
„ *Emerus,*
„ *montana.*
„ *-Euhedysarinae: Hedysarum multijugum,*
„ *coronarium,*
Onobrychis caput galli,
„ *sativa.*

Auch die *Hedysareae* bieten nichts wesentlich neues. Wir haben auch hier wieder Formen mit rechtwinklig an den Fruchtknoten ansetzendem Griffel: sämtliche Coronillaarten; einen stumpfen Winkel mit dem Fruchtknoten bildet nur der Griffel von *Scorpiurus vermiculatus.* Der Griffel selbst zeigt rechtwinklige Biegung etwa in der Mitte bei den beiden Hedysarumarten, ferner bei *Onobrychis caput galli.* Im stumpfen Winkel nach hinten gebogen ist in seinem oberen Drittel der Griffel von *Onobrychis sativa.*

Die Narbe von *Hedysarum* zeigt nichts bemerkenswertes. Sie stellt ein winziges, von Haaren umgebenes Köpfchen dar. Die interzellularen Sekreträume sind ziemlich klein, doch wird durch Abhebung der Kutikula über der Narbe ein großer Sekretraum geschaffen.

Bei *Scorpiurus vermiculatus* ist es ein von der Fläche gesehen elliptisches, gegen das Griffelende etwas verbreitertes, papillöses Polster, das die Narbe darstellt. Es sitzt dem Griffel mit schräg nach vorn abfallender Ansatzfläche auf und besitzt keine Randhaare.

Dasselbe schräg nach vorn abfallende Narbenpolster findet sich in der Gattung *Coronilla,* aber nur bei *Coronilla varia.* Auch besitzt diese Spezies den walzigrunden Griffel mit glatter Epidermis von *Scorpiurus.* Dagegen zeigen *Coronilla glauca* und *Coronilla montana* beträchtliche Differenzen. Sie haben einen von hinten nach vorn abgeplatteten Griffel, der in der oberen Hälfte dachziegelartige Vorsprünge seiner Epidermiszellen zeigt. Die Spitze des Griffels ist ein wenig zurückgebogen und trägt auf ihrem wieder verschmälerten und abgerundeten Ende als kleine Anschwellung die köpfchenförmige, gerade aufsitzende Narbe. Es sei darauf hingewiesen, daß die Griffelform dieser beiden Spezies sehr

an die von *Lotus corniculatus* erinnert. Abweichend verhält sich auch *Coronilla Emerus.* Diese Art hat einen nur im untersten Teil etwas abgeflachten Griffel; weiter oben nimmt er runden Querschnitt an. Auch ihm sitzt die Narbe mit schiefer Ansatzfläche auf; doch zeigt dieselbe im Gegensatz zu *Coronilla varia* eine mehr kugelige Form, da ihre Oberfläche viel weiter nach außen vorgewölbt ist. Was *Coronilla Emerus* von ihren sämtlichen Verwandten unterscheidet, ist die Tatsache, daß ihre Narbe an der Basis von kurzen, der Ansatzstelle entspringenden Borsten allseitig umgeben ist. Das mechanische Gewebe dieser Spezies ist wieder ein verholzter, hypodermaler Sklerenchymring mit verholzter Epidermis. Im unteren Teil des Griffels trennt es sich in zwei auf den Flanken verlaufende Sklerenchymleisten, die auf beiden Seiten durch die verholzte Epidermis verbunden sind.

Wegen Verschiedenheit im Narbenbau wollen wir auch noch auf die beiden untersuchten Formen der Gattung *Onobrychis* eingehen. *Onobrychis sativa* gleicht mit ihrem kleinen, von den es umgebenden Narbenhaaren überragten und fast vollständig durch sie verdeckten Köpfchen der Narbe von *Hedysarum.* Dagegen hat *Onobrychis caput galli* eine ganz besondere Narbenform. Die Ansatzstelle wird wieder markiert durch einen Kranz steifer Haare, die aber meist eine eigenartige Form aufweisen. Sie verlaufen von ihrem Grunde zunächst ein kleines Stück dem Griffel parallel nach abwärts, biegen dann um und nehmen jetzt erst eine schräg nach oben weisende Richtung an; ihr unterer Teil erscheint durch diesen Verlauf S-förmig gekrümmt. Zwischen diesen Haaren hindurch tritt die länglich-spitzige Narbe heraus. Sie wird gebildet von langgestreckten Zellen, die ihren seitlichen Verband gelockert haben und so scheinbar nebeneinander herlaufende Zellreihen bilden. Daß auch hier in den Interzellularen reichlich Öl abgeschieden wird, läßt sich durch die Sudanprobe leicht nachweisen.

VIII. **Dalbergieae.**

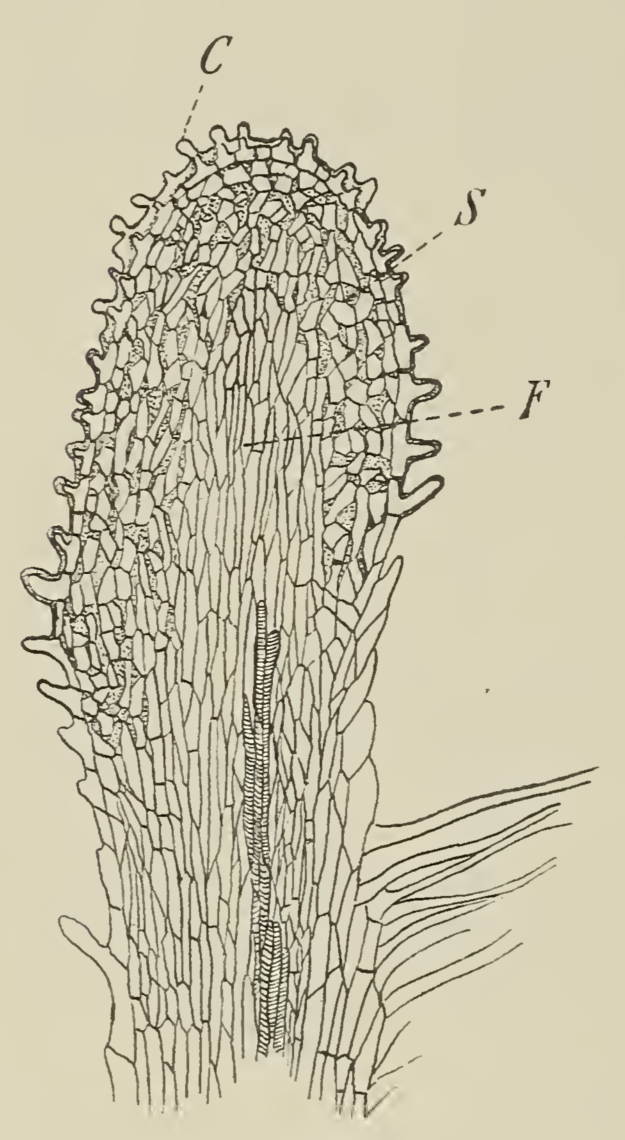
Von den *Dalbergieae* stand mir nur Herbarmaterial zur Verfügung. Da dieses sich aber zu eingehender Untersuchung untauglich zeigte, muß ich mich auf die Mitteilung beschränken, daß wenigstens in den Narben öliges Sekret nachzuweisen war. Es waren dies die Narben von *Dalbergia multiflora, Pterocarpus violaceus* und *Pterocarpus marsupium.*

IX. **Vicieae.**

Untersucht wurden Angehörige folgender Gattungen: *Cicer, Vicia, Lathyrus, Pisum.*

1. *Cicer.* Untersucht wurde *Cicer arietinum.* Diese Spezies bietet mit ihrem schwach gebogenen und der an seinem Ende als kaum merkliche Anschwellung vom Griffel abgesetzten und papillösen Narbe weiter nichts bemerkenswertes. Es sei nur betont, daß von den untersuchten *Vicieae* sie die einzige Form ist, die einen glatten, unbehaarten Griffel besitzt.

2. *Vicia.* Untersucht wurden: *Vicia sepium, Vicia faba* und *Vicia sativa. Vicia sepium* besitzt einen Griffel, der wieder unter rechtem Winkel an den langen Fruchtknoten ansetzt und nur etwa den vierten Teil der Länge dieses letzteren erreicht. Er hat runden Querschnitt und trägt auf seiner Vorderseite, dem Ende genähert, die Griffelbürste. Diese besteht aus dem Haarbüschel, das nach oben einen tellerförmigen Hohlraum bildet. Die von H. Müller auch auf der Innenseite angegebene Griffelbürste beschränkt sich nur auf einzelne Haare, die in ihrer Gesamtheit wohl kaum als Griffelbürste bezeichnet werden können. Ich verzichte hier darauf, eine genaue Beschreibung der Form und Anordnung der Griffelbürste zu geben, verweise vielmehr für diese und die folgenden Spezies auf die blütenbiologische Literatur, wo diese Verhältnisse eingehend studiert sind.



Figur 11.
Längsschnitt durch die Narbe von *Vicia sepium.*
C abgehobene Kutikula. *S* Sekretführendes Narbengewebe. *F* Sekretfreies Grundgewebe.
Vergr. 90.

Dem Ende des Griffels sitzt vollkommen gerade die Narbe auf. Sie hat die Form eines geraden Kreiskegels, der indes auf der Innenseite etwas weiter herabreicht als auf der Außenseite. Die Narbenoberfläche erscheint schon mit der Lupe papillös. Die Papillen sind hier besonders scharf abgesetzte Vorsprünge der Narbenepidermiszellen, die in regelmäßigen Abständen die ganze Narbe bedecken. Der anatomische Bau ist folgender (vergl. Figur 11): Die innere Partie der Narbe wird aus längsgestreckten, gewöhnlichen parenchymatischen Zellen gebildet. Bis in diesen zentralen Teil reicht auch mit einigen Schraubentracheiden das Gefäßbündel des Griffels. Das Grundgewebe geht nach der Peripherie zu in das typische, von großen, sekreterfüllten Interzellularen durchzogene Gewebe über. Die Narbenepidermiszellen sind flach und wachsen nur mit einem Teil ihrer Oberfläche zu den erwähnten Papillen aus. Diese nehmen von der Spitze der Narbe nach der Basis hin an Länge zu. Auch die Epidermiszellen bilden zwischen ihren Wänden Sekreträume. Um das Verhalten der Kutikula zu studieren, eignen sich am besten Mikrotomschnitte. Frische Schnitte sind ungeeignet, weil das Fett sich wie überall gegen alle Lösungsmittel resistent zeigt und deswegen eine distinkte Färbung der Kutikula

schwer zu erreichen ist. An geeigneten Mikrotomschnitten sieht man aber die zweifellos durch die Sekretbildung losgelöste Kutikula ganze Strecken weit von den Epidermiszellen zusammenhängend abgehoben. Die Teile von ihr, die den Papillen auflagen, bilden, der Form dieser entsprechend, fingerförmige Ausstülpungen in der abgehobenen Kutikula. An älteren Stadien hat gerade an der Spitze der Narbe zwischen Kutikula und Narbe eine größere Sekretansammlung stattgefunden. An dieser Stelle ist es denn auch, wo bei Berührung mit einem festen Gegenstand am ehesten eine Verletzung stattfindet. Bürstet man die Narbe mit einem Pinsel, so sieht man gerade an der Stelle gewöhnlich große Sekrettropfen hervortreten.

Vicia faba und *Vicia sativa* zeigen denselben Bau. Ihre Narbenköpfchen besitzen nicht die kegelförmige, spitz nach oben zulaufende Gestalt, sondern dieselben haben eine mehr rundliche Form.

3. *Lathyrus.* Untersucht wurden aus der Sektion *Archilathyrus: Lathyrus aphaca, Lathyrus grandiflorus, Lathyrus maritimus, Lathyrus pratensis* und *Lathyrus odoratus;* aus der Sektion *Orobus: Lathyrus vernus* und *Lathyrus niger.*

Alle untersuchten Formen zeigen einen rechtwinklig vom Fruchtknoten aufsteigenden Griffel, der von hinten nach vorn platt zusammengedrückt ist. Nur die großen Formen *Lathyrus grandiflorus* und *Lathyrus odoratus* besitzen einen wenigstens in der unteren Hälfte runden Griffel. Aber auch darin zeichnen sich diese beiden Arten von sämtlichen untersuchten andern aus, daß ihre flache obere Hälfte links herum um 90° gedreht ist, so daß diese nunmehr seitlich platt gedrückt erscheint. Daß hier eine Drehung in der Tat vorliegt, geht daraus hervor, daß das Gefäßbündel, das im unteren Teil des Griffels median vor dem Griffelkanal liegt, im oberen Teil auf die Seite zu liegen kommt. Gegen das Ende hin pflegt der Griffel sich mehr oder weniger zu verbreitern, um dann meist, wie es bei *Lathyrus pratensis* besonders gut ausgeprägt ist, kurz vor der Narbe wieder schmäler zu werden. Dies ist z. B. bei *Lathyrus aphaca* nicht der Fall, wo demgemäß die Narbe dieselbe Breite hat wie der Griffel in seinem ganzen oberen Teil. Die Griffelinnenseite, von der Stelle ab, wo die Verbreiterung beginnt, ist mit schräg aufwärts gerichteten, meist sehr dicht stehenden Haaren besetzt, die in ihrer Gesamtheit die Griffelbürste bilden. Besonders schön, aus großen, auch nach den Seiten hin ziemlich weit über den Rand vorstehenden, weißen Haaren bestehend, ist die Griffelbürste von *Lathyrus grandiflorus.* Diese Spezies hat im Griffel ein sehr kräftig ausgebildetes mechanisches Gewebe. Im unteren Teil ist es ein ringförmiges, subepidermales Sklerenchym, aus sehr stark verdickten Holzfasern bestehend. In dem flachen Teil verläuft es in zwei getrennten Belegen auf der Vorder- und Hinterseite des Griffels.

Die Narbe wird überall gebildet von dem papillös gestalteten, nach hinten mehr oder weniger rechtwinklig umgebogenen Rand des Griffelendes. Eine Eigentümlichkeit zeigt *Lathyrus ochrus.*

Die kurz vor der Narbe verbreiterte Griffelplatte endet nicht mit einer einfachen, transversal stehenden Narbe, sondern läuft in stumpfem Winkel in eine Spitze aus. Diese etwas ausgezogene Spitze und die den stumpfen Winkel begrenzenden Griffelränder sind nach oben umgebogen und tragen die papillöse Narbe. Oberflächlich betrachtet, scheint so die Narbe aus drei getrennten Teilen zu bestehen, der umgebogenen Spitze und den stumpfwinklig daran anstoßenden seitlichen Rändern. Sieht man aber genau zu, so bemerkt man, daß die drei Lappen doch zusammenhängen. Zur Anatomie der Narbe sei nur bemerkt, daß das umgebogene Griffelende aus dem schwammigen, sekretführenden Narbengewebe gebildet wird, das unter Umständen (*Lathyrus odoratus*) in den Griffel hineinreicht, wo es sich auskeilt. An der papillösen Epidermis findet die Abhebung der Kutikula in gewohnter Weise statt.

4. *Pisum.* Untersucht wurden *Pisum sativum, Pisum arvense* und *Pisum elatius.*

Alle drei sind übereinstimmend gebaut. Der seitlich zusammengedrückte, kräftige Fruchtknoten geht an seinem Ende in den senkrecht aufsteigenden Griffel über. Dieser ist zunächst von hinten nach vorn stark abgeplattet, faltet sich dann aber sofort derart zusammen, daß auf der Vorderseite eine tiefe Rinne entsteht, die nach oben zu immer enger wird. Im oberen Teil ist der Griffel etwas einwärts gekrümmt und trägt hier an seiner Innenseite die Griffelbürste. Den oberen Rand des nach vorn zusammengefalteten Griffels nimmt die Narbe ein; diese besitzt dementsprechend eine hufeisenförmige Gestalt. Macht man einen etwas schräg gerichteten transversalen Längsschnitt durch den oberen Teil des Griffels, so bekommt man in der Mitte des Schnittes als schmalen, länglichen Streifen das Grundgewebe des Griffels, das oben nach beiden Seiten hin in die stark vorgewölbten, kreisförmigen Narbenquerschnitte übergeht. Ein Querschnitt durch die ganze Narbe zeigt deutlich deren hufeisenförmige Gestalt. Dazu sieht man auf einem solchen Schnitt, daß nicht das ganze obere Ende des gefalteten Griffels Narbengewebe bildet, sondern daß die vorderen Enden der durch die Rinne gebildeten Flügel davon nicht betroffen werden.

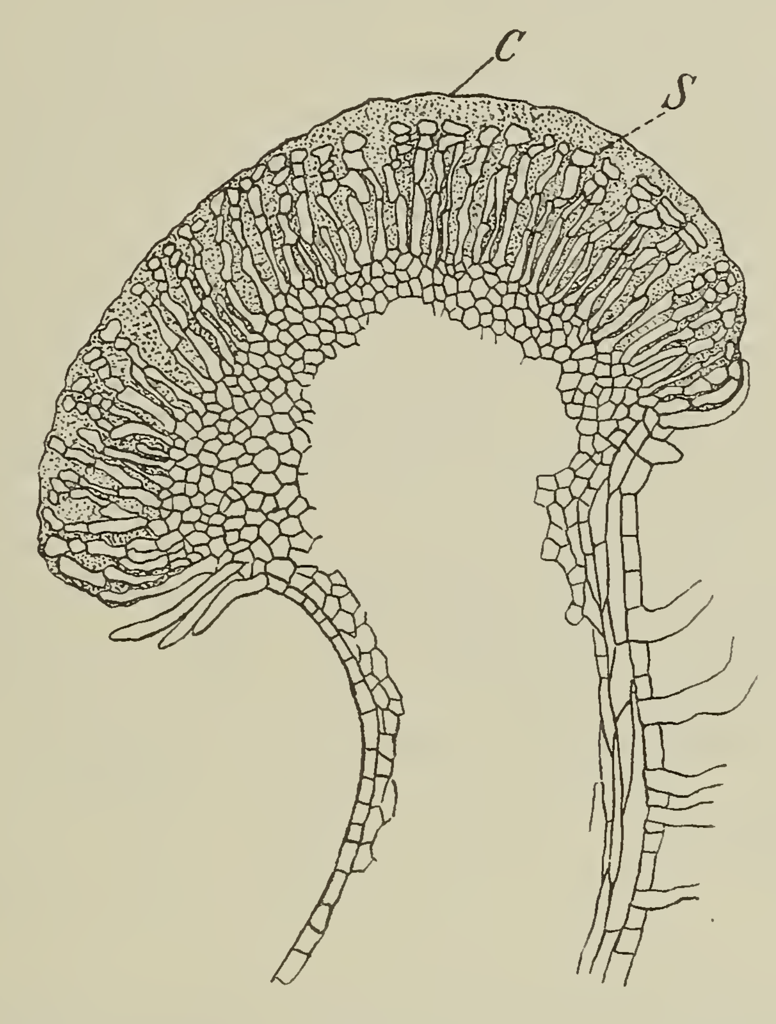
Auch hier ist die Absonderung des Sekrets und die Abhebung der Kutikula die schon oft beschriebene.

X. Phaseoleae.

Untersucht wurden nur Vertreter der *Phaseoleae-Phaseolinae* und zwar: *Phaseolus multiflorus* und *Vigna glabra.*

1. *Phaseolus. Phaseolus multiflorus* besitzt einen in fast zwei vollen Windungen spiralig eingerollten Griffel. Das Griffelende trägt eine allseitig gleichmäßig verteilte Behaarung, die auf der konkaven Seite etwas weiter den Griffel hinabreicht. Dem etwas verbreiterten Narbenende sitzt, auf der Konvexseite herablaufend, die von den oberen Haaren der Griffelbürste umgebene Narbe auf. Das Sekretgewebe der Narbe zeigt hier einen eigentümlichen, charakteristischen Bau. Führt man einen Längsschnitt durch den

oberen Teil des Griffels (vergl. Fig. 12), so bemerkt man, daß das Sekretgewebe mit scharfer Grenze an das an der Übergangsstelle aus lückenlos aneinanderschließenden, isodiametrischen Zellen gebildete Grundgewebe des Griffels ansetzt. Die Zellen des Narbengewebes sind palisadenförmig angeordnet. Es bilden jedesmal vier bis fünf übereinanderliegende Zellen senkrecht an das Grundgewebe anstoßende Zellreihen, die zwischen ihren Längswänden die großen, sekreterfüllten Interzellularen gebildet haben. Die direkt an das Grundgewebe anstoßenden Zellen dieser Zellreihen haben hohe, zylindrische Gestalt. Ihre Höhe erreicht meistens schon die Hälfte derjenigen des ganzen Sekretgewebes. An diese schließen dann



Figur 12.
Längsschnitt durch die Narbe von *Phaseolus multiflorus* (jüngeres Stadium). *S* Narbensekret. *C* Abgehobene Kutikula. Vergr. 70.

die darüberliegenden Zellen an, deren Höhe nach der Oberfläche hin so schnell abnimmt, daß die beiden obersten im Schnitt rund oder sogar abgeflacht erscheinen. Die direkt unter der Kutikula gelegenen Zellen weisen sogar mitunter breite, scheibenförmige Gestalt auf. Dann bilden sie aber meist den Abschluß zweier oder mehrerer an ihre Unterseite ansetzender, bisher getrennter Zellreihen. Die oberen, abgerundeten Zellen zeigen noch einen größeren seitlichen Zusammenhang als die darunter liegenden zylindrischen. Diese regelmäßigen Verhältnisse lassen sich aber nur an Schnitten jüngerer Stadien deutlich erkennen. Im völlig ausgebildeten Zustande erscheint diese Anordnung verwischt. Die Kutikula wird zusammenhängend auf der ganzen Oberfläche abgehoben.

3. *Vigna. Vigna glabra* gleicht in der spiraligen Einrollung des Griffels sehr *Phaseolus*. Im Gegensatz zu dieser Gattung, wo die Narbe auf der konvexen Seite ausgebildet ist, bildet sie hier ein verhältnismäßig weit, etwa drei Millimeter von der Spitze, auf der Konkavseite herablaufendes Polster. Der feinere Bau ist der gleiche wie der von *Phaseolus*.

Als Generalschlußfolgerung aus dem hier untersuchten Material ergibt sich also:

Nur die *Genisteae* sind durch den Bau ihrer Narbe charakterisiert und von den anderen Gruppen verschieden (vergl. die Zusammenstellung Seite 89). Einen Übergang zwischen ihnen und den folgenden Gruppen bilden die *Podalyrieae*. Die übrigen Unterfamilien lassen sich meist weiter nicht nach ihrer Narbenstruktur diagnostizieren. Ob dies daher rührt, daß der Bau der Narben bezw. des Griffels unabhängig von der Verwandtschaft variiert oder daher, daß die Verwandtschaftsbeziehungen wie bei vielen andern großen Familien so auch bei den *Papilionaceae* wenig durchsichtig sind, das müssen weitere Untersuchungen ergeben. Jedenfalls kann man durchaus nicht behaupten, daß der Narbenbau ein systematisch wertloser Charakter sei, da er ja für bestimmte Gattungen (z. B. *Colutea*, *Tetragonolobus*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Trifolium* u. a.) zweifellos sehr charakteristisch ist und uns dahin geführt hat, *Laburnum vulgare* zu *Cytisus* und *Trigonella caerulea* zu *Melilotus* zu ziehen.

Die Tatsache, daß die Vertreter einer Unterfamilie oft große Differenzen im Bau von Griffel und Narbe aufweisen, legt die Frage nahe, ob diese Differenzen vielleicht ökologisch erklärt werden können. Ehe wir uns aber zu dieser Frage wenden, bleibt noch zu erörtern, bei welchen anderen Familien ein ähnlicher Narbenbau vorkommt.

B. Ähnliche Narben bei anderen Pflanzen.

Es kommen hier natürlich zunächst die beiden andern Familien, die noch zu der Ordnung der Leguminosen gehören, in Betracht, nämlich die *Caesalpiniaceae* und die *Mimosaceae*.

I. Caesalpiniaceae.

Untersucht wurden *Gleditschia triacanthos*, *Cercis siliquastrum* und *Cassia corymbosa*.

1. *Gleditschia triacanthos*. Diese Spezies hat einen kurzen, runden Griffel, der sich am Ende zu der großen, schirmförmigen Narbe verbreitert. Das Narbengewebe besteht aus gewöhnlichen, parenchymatischen Zellen von unregelmäßiger Gestalt. Die Epidermiszellen sind zu längeren oder kürzeren Papillen umgebildet, die meist bis fast zum Grunde isoliert und mit einer Kutikula überzogen sind. Auch hier tritt ein Sekret auf, das die be-

kannte Sudanreaktion gibt. Es konnte festgestellt werden, daß dieses Sekret zwischen Zellwand und Kutikula der Papillen abgesondert und daß dadurch die Kutikula lokal abgelöst wird. Ätheralkohol löst zwar auch hier das Sekret nur teilweise, doch waren so behandelte Schnitte zur Untersuchung geeigneter. Ich sah Papillen, die zum größten Teil noch mit Kutikula bedeckt waren, an denen diese aber infolge der Sekretbildung streckenweise unterbrochen war, so daß die Membran an der Stelle vollständig freilag. Aber nicht bloß an den Papillen, sondern auch an einzelnen Stellen im Grundgewebe der Narbe findet in Interzellularen Sekretabsonderung statt.

Der Griffelkanal durchzieht die Narbe und endet frei nach außen. Im oberen Teil springen auch in ihn dieselben sekretabsondernden Papillen vor. Weiter unten wird der Kanal so eng, daß sie zusammenstoßen und sich aneinander abplatten; schließlich sind sie überhaupt nicht mehr als gesonderte Papillen zu erkennen. Doch ist durch den ganzen Griffel hindurch die Sekretbildung nachweisbar.

2. *Cercis siliquastrum.* Der kräftige, undeutlich vom Fruchtknoten abgesetzte Griffel trägt an seinem etwas umgebogenen Ende als schwache Anschwellung die von oben gesehen kreisförmige Narbe. Die Epidermiszellen der Narbe sind zylindrische Zellen mit vorgewölbter Außenwand, die in jüngeren Stadien fest aneinanderschließen. Bis etwa zur Hälfte ihrer Höhe sind sie fest verwachsen; im oberen Teil sind sie mit Kutikula bedeckt. Zwischen den Epidermiszellen findet nun ebenso wie in dem darunter gelegenen Grundgewebe der Narbe interzellulare Sekretbildung statt, die den Zusammenhang der Zellen hauptsächlich im peripheren Teil und der Epidermis stark lockert. Auch zwischen Kutikula und Innenmembran der Epidermiszellen tritt Sekretbildung ein, wodurch kappenförmige Abhebung der Kutikula zustande kommt. Das sekretführende Gewebe geht weiter unten in das sekretfreie Leitgewebe über, das, ziemlich scharf umschrieben, den zentralen Teil des Griffels einnimmt. Nur in der Mitte des Leitgewebes längs der Naht der Karpellränder ist auch in tieferen Regionen des Griffels noch Sekretbildung vorhanden.

3. *Cassia corymbosa.* Der schwach gebogene Griffel ist etwas schmäler als der etwa dreimal so lange, stark gekrümmte Fruchtknoten. An dem nach innen geneigten Ende des Griffels sitzt die mit bloßem Auge kaum sichtbare Narbe. Sie besteht aus palisadenförmig nebeneinanderstehenden Papillen, die zugespitzt und stark kutikularisiert sind. Dieselben sind kreisförmig angeordnet und umschließen nach innen trichterartig einen Hohlraum, in welchen der breite Griffelkanal mündet. Die Wandung desselben ist im Anfang glatt; später isolieren sich die Zellen des Griffelkanals und bilden ein schwammiges Leitgewebe. Sekretbildung findet sich weder an den Narbenpapillen noch im Griffelkanal.

Es schließen sich also von den *Caesalpiniaceae* nur *Gleditschia* und *Cercis* im Narbenbau enger an die *Papilionaceae* an, während *Cassia* keine Beziehungen zu diesen zeigt. Es wäre von großem Interesse, den Narbenbau anderer *Caesalpiniaceae* zu studieren.

II. **Mimosaceae.**

Untersucht wurden *Acacia lophantha* und *Mimosa pudica.*

Die Narben beider Spezies lassen keinerlei Beziehungen zu der Narbe der *Papilionaceae* erkennen. *Acacia lophantha* hat einen sehr dünnen, fadenförmigen und unregelmäßig gebogenen Griffel. Die etwas verbreiterte Endfläche, die als Narbe fungiert, ist schüsselförmig vertieft, eine Einrichtung, die wohl zum Festhalten des Pollens dient. Bei *Mimosa pudica* hat das Narbenende des Griffels überhaupt keine besondere Ausbildung erfahren, sondern der Griffel endet einfach mit stumpfer Spitze. Von Papillen- und Sekretbildung ist bei beiden absolut keine Spur. Die Zellen schließen sämtlich lückenlos aneinander.

III.

Von den den Leguminosen näher stehenden Familien sah ich mir noch einige Vertreter der *Rosaceae (Rubus, Potentilla, Agrimonia)* und der *Saxifragaceae (Saxifraga)* an. Doch konnte hier nirgends etwas an die *Papilionaceae* erinnerndes im Narbenbau gefunden werden. Das ölige Sekret fehlt hier vollständig.

Sekret in großen Mengen findet sich jedoch auf der Narbe mancher *Crassulaceae.* Konstatiert habe ich es an verschiedenen Echeveriaarten, bei *Kalanchoe grandiflora* und *Sempervivum urbicum.* Bei *Echeveria* tritt das Sekret als klares Flüssigkeitströpfchen aus der Narbe aus, bei *Kalanchoe* tritt ebenfalls ein Tröpfchen und zwar von milchweißer Farbe auf. Überall gibt auch hier das Sekret die Sudanreaktion.

Untersuchen wir z. B. *Kalanchoe grandiflora* etwas näher, so sehen wir, daß das Sekret nicht nur auf der Narbe auftritt, sondern daß es auch im zentralen Teil des Griffels, dem Leitgewebe, in langgestreckten Interzellularen gebildet wird. Offenbar wird es aus dem Griffel zwischen den keulenförmigen Narbenpapillen hindurch nach außen gedrückt, so daß es hier als freies Tröpfchen auftritt.

Dieselben Verhältnisse finden sich bei *Echeveria* und *Sempervivum.*

Halten wir nun unter anderen Familien Umschau, ob vielleicht ähnliche Verhältnisse, wie bei den *Papilionaceae* sich vielleicht noch sonst wo vorfinden. Es muß da vor allem die Gattung *Corydalis* erwähnt werden, die wie Jost (1907) gezeigt hat, ebenfalls eine zerreibliche Narbe besitzt. In den Narbenhöckern tritt hier interzellular ein Harz auf, wodurch eine Lockerung des Gewebes herbeigeführt wird. Für die Details sei auf die Arbeit von Jost verwiesen.

Ich erwähne noch einige Spezies verschiedener Familien, bei denen ich Bildung eines öligen Sekrets auf der Narbe vorfand.

1. *Polygala grandiflora.* Der kräftige Griffel trägt an seinem oberen, hakenförmig umgebogenen Ende als kopfförmige Anschwellung die Narbe. Diese besteht aus einem zentralen, paren-

chymatischen Grundgewebe, dem nach außen hin eine aus der Epidermis gebildete Papillenschicht, etwa ähnlich wie bei *Lupinus*, aufsitzt. Diese Papillen, die nach oben hin schwach zugespitzt sind, schließen aber nicht, wie bei *Lupinus*, fest aneinander, sondern lassen Zwischenräume. Diese Zwischenräume sind mit einem Sekret angefüllt, das ebenfalls die Sudanreaktion gibt. Die Papillen sind nur längs eines sehr kleinen Stückes ihrer Basis miteinander verwachsen. An fertig ausgebildeten Blüten läßt sich erkennen, daß von dieser Verwachsungsstelle ab etwa bis zu halber Höhe die Papillen von Kutikula umschlossen sind. In der oberen Hälfte fehlt sie. Untersucht man jüngere Stadien, so findet man solche, wo sich die Kutikula in handschuhfingerförmiger Gestalt von den Papillen abgehoben hat. Offenbar geschieht dies durch die Sekretbildung. Das Sekret ergießt sich dann in die Zwischenräume zwischen den Papillen.

2. *Rhododendron ponticum*. Der walzenförmige Griffel verbreitert sich an seinem Ende keulig und ist mit ebener Endfläche ziemlich scharf abgeschnitten. Der Griffel wird von einem sternförmigen Griffelkanal durchzogen, welcher der Anzahl der Karpelle entsprechend im Querschnitt fünf- oder auch sechsstrahlige Gestalt besitzt. Nach der Narbe hin nimmt jeder Strahl T-förmige Gestalt an, indem die peripheren Enden seitliche Fortsätze entsenden, die in der Narbe schließlich mit den entsprechenden Fortsätzen der Nachbarstrahlen verschmelzen, so daß hier die fünf oder sechs Zweige des Kanals in einen der Peripherie parallel laufenden, ringförmigen Kanal münden. Dadurch wird die Narbe von einem ganzen System von Spalten durchzogen. An der Oberfläche der Narbe und in diesen Spalten wird nun ein glänzendes Sekret abgesondert. Da im Innern des Gewebes solches Sekret nicht zu finden ist, so ist anzunehmen, daß es von der Epidermis sezerniert wird. Alkoholäther löst auch hier das Sekret nicht vollständig, wie es scheint aber doch zum Teil. An so behandelten Schnitten lassen sich dann auch Fetzen abgehobener Kutikula erkennen. Allem Anschein nach geschieht also hier die Sekretbildung an der Oberfläche unter Abhebung der Kutikula.

3. *Atropa Belladonna*. Von Guéguen wird schon angegeben, daß die zweilappige Narbe der *Solanaceae* mit Papillen bedeckt ist, die oft in ein schleimiges Sekret eingebettet sind, das sich mit Vesuvin tief braun färbt. Ich sah mir nur *Atropa Belladonna* etwas näher an. Man findet tatsächlich auf der mit mehrzelligen, papillenartigen Haaren bedeckten Narbe dieses Sekret in großer Menge; dasselbe gibt wieder die typische Sudanreaktion. Aber nicht nur an der Oberfläche trifft man dieses Sekret an, dasselbe wird auch im Grundgewebe der Narbe interzellular gebildet. Beim Übergang ins Leitgewebe des Griffels hört die Sekretbildung auf. An den Papillen selbst scheint wenig Sekret abgesondert zu werden. Man findet an ihnen höchstens ganz kleine Tröpfchen desselben.

Die Narbe von *Atropa Belladonna* ist nicht zerreibbar. Durch Bürsten mit einem Pinsel wird ihre Struktur kaum angegriffen.

Auch keimen, wie ich mich überzeugt habe, die Pollenkörner auf der unzerriebenen Narbe und dringen ein.

4. *Diervilla floribunda.* Die schirmförmige Narbe ist an ihrer Oberfläche ebenfalls wieder papillös und mit einem Sekret bedeckt, in das die Papillen meist vollständig eingebettet erscheinen. Das Sekret, das sich mit Sudanglyzerin wieder intensiv rot färbt, scheint hier zähere Konsistenz zu haben, als wie wir es sonst vorfanden. In Kalilauge nimmt es schaumige Beschaffenheit an. Wo das Sekret herkommt, konnte nicht sicher festgestellt werden. Auch an älteren Schnitten waren die Papillen noch mit einer Kutikula bedeckt. Man muß annehmen, daß es entweder durch die Kutikula der Papillen hindurch diffundiert oder daß es aus tieferen Schichten stammt und zwischen den Papillen hervorgepreßt wird.

Es zeigt sich, daß ölige Sekrete an der Narbe keineswegs selten sind, und weitergehende Untersuchungen werden sie gewiß in noch größerer Verteilung nachweisen können. Bei allen erwähnten „Nichtleguminosen" sind aber die Verhältnisse der Narbe doch wesentlich von denen der Leguminosen verschieden. Vor allem zeigt das Fehlen der Zerreibbarkeit bei den *Mimosaceae*, daß man aus gelegentlichem Vorkommen solcher Struktur (z. B. bei *Corydalis, Polygala*) keineswegs Schlüsse auf die Verwandtschaft ziehen darf.

C. Oekologie der Papilionaceenblüte.

I. Oekologische Bedeutung der Narbenstruktur.

Bei den *Genisteae* liegt die Bedeutung der Sekretbildung der Narbenpapillen wohl nur in der Abhebung der Kutikula und Freilegung der Zellulosewand. Es wird dadurch der Saftzutritt oder Feuchtigkeitszutritt durch die Membran hindurch zu den Pollenkörnern ermöglicht, der durch die impermeable Kutikula hindurch nicht stattfinden konnte. Diese Ansicht ist schon von Jost bei *Lubinus albus* ausgesprochen worden.

Das gleiche wird durch die Sekretbildung, wie wir gesehen haben, auch bei den andern Gruppen der *Papilionaceae* bewirkt. Es sei hier auf die ebenfalls von Jost schon vertretene Meinung hingewiesen, daß die Sprengung der Kutikula, die also zur Pollenkeimung notwendig ist, bei den selbstfertilen Arten wahrscheinlich durch die Sekretbildung selbst, bei den selbststerilen Arten aber durch einen mechanischen Eingriff bewirkt wird. Zu dieser Annahme berechtigte die Tatsache, daß das bei spontaner Selbstbestäubung unfruchtbare *Laburnum vulgare* auch dann Früchte ansetzt, wenn der Pollen der eigenen Blüte auf der Narbe zerrieben wird. Einige von mir in dieser Richtung angestellte Versuche überzeugten mich, daß die Unfähigkeit des Pollens, auf der unzerriebenen Narbe zu keimen, auch bei anderen *Papilionaceae* die Ursache der Selbststerilität ist.

1. Zunächst stellte ich eine Reihe von Versuchen mit *Tetragonolobus siliquosus* an. Die ungeöffneten Blüten wurden einzeln in Reagenzgläser eingeschlossen, die unten durch einen Wattepfropfen leicht verschlossen wurden. Nach dem Aufblühen wurden die Narben entweder xenogam bestäubt, sich selbst überlassen oder mit eigenem Pollen bestäubt. Letzteres geschah mit kleinen Hölzchen, die jeweils nur einmal zu dem Bestäubungsgeschäft benutzt wurden. Es ergab sich:

a) Vier xenogam bestäubte Blüten ergaben alle Früchte. Es wurden in dieser Hinsicht deshalb keine weiteren Versuche angestellt.
b) Von 11 isolierten, vollkommen sich selbst überlassenen Blüten setzte keine einzige an.
c) Von 17 mit eigenem Pollen bestäubten Blüten setzten 8 normale Früchte an, während 9 nichts ergaben.

2. *Colutea arborescens.* Zunächst wurden ganze Infloreszensen in Leinensäckchen eingeschlossen und davon einige genau bezeichnete Blüten selbstbestäubt. Über zehn unbestäubte Blüten fielen bald ab, und sämtliche selbstbestäubten setzten Früchte an. Allerdings hatten hier zwei unbestäubte Blüten auch schwach angesetzt, aber sie fielen trotzdem bald ab. Wie ich mich überzeugte, waren auch Pollenschläuche in die Narben eingedrungen. Doch genügten diese jedenfalls nicht, ausreichende Befruchtung zu bewirken. Die künstlich selbstbestäubten reiften ganz normal.

Ich stellte noch einige Versuche mit *Colutea* an, indem ich der Sicherheit halber jedesmal eine Einzelblüte für sich in ein kleines Säckchen einschloß. Im ganzen wurden so zehn Blüten eingeschlossen. Es ergab sich:

a) Alle sieben, die mit eigenem Pollen künstlich bestäubt wurden, setzten Früchte an.
b) Die drei unbestäubten fielen bald ab.

3. *Coronilla varia.* Es wurden drei Blütenstände in Glaszylinder eingeschlossen. An zweien wurden einige Blüten autogam bestäubt. Nur an diesen gab es einige Früchte und zwar drei an der einen, vier an der anderen Infloreszenz.

4. *Astragalus cicer.* Sechs Infloreszenzen wurden in Glastuben eingeschlossen. Drei sich selbst überlassene ergaben nichts. An den drei anderen, an welchen je eine Anzahl von Blüten autogam bestäubt wurden, setzten je vier Früchte an. Ein derartiger Fruchtansatz muß als außerordentlich reichlich bezeichnet werden, denn an offenen, den Insekten zugänglichen Blütenständen wurden in der Regel nur zwei Früchte gebildet.

Diese Versuche an *Tetragonolobus siliquosus, Colutea arborescens, Coronilla varia* und *Astragalus cicer* zeigen, daß die Selbststerilität dieser Papilionaceen darauf beruht, daß der Pollen auf der intakten Narbe nicht zu keimen vermag. Der Pollen der eigenen Blüte ist aber imstande Fruchtbildung hervorzurufen, wenn die Narbe zerrieben wird.

Es sei erwähnt, daß ich auch bei einer Reihe von Papilionaceen keine Resultate mit künstlicher Selbstbestäubung erzielte. Es bleibe dahingestellt, ob dies auf wirklicher Selbststerilität beruht, wie wir sie z. B. beim roten Klee haben (Henfrid Witte, 1908), oder ob es vielleicht auf Unvollkommenheiten in der Versuchsanstellung zurückzuführen ist.

Abgesehen von der Aufgabe, die Kutikula abzuheben, sie dadurch zu sprengen oder auch die Sprengung durch äußere Eingriffe zu erleichtern, trägt die Sekretbildung, soweit sie in das Innere des Narbengewebes hineingeht, dazu bei, durch Lockerung desselben ein leichteres Eindringen der Pollenschläuche zu ermöglichen. Diese Seite der Erscheinung kommt wohl bei den meisten Narben der Nicht-Papilionaceen, die interzellulare Sekretbildung zeigen und doch die Eigenschaft der Zerreibbarkeit nicht besitzen, in Betracht, z. B. bei *Echeveria, Kalanchoe, Atropa Belladonna.*

II. Beziehungen von Griffel- und Narbenbau zur Bestäubungsweise.

Die obigen Untersuchungen haben ergeben, daß zwar die Sekretbildung in den Narben aller *Papilionaceae* vorkommt, daß aber im übrigen die Gestalt der Narbe und auch des Griffels bei fast jeder Spezies anders ausfällt. Bestimmte Beziehungen zu dem gegenwärtig üblichen System der Leguminosen waren aber vielfach nicht zu erkennen. Deshalb drängt sich die Frage auf, ob etwa Beziehungen zu den Bestäubungsverhältnissen durch die Insekten gegeben sind.

Die Bestäubungsverhältnisse der Papilionaceenblüten sind seit Delpino außerordentlich häufig und gründlich untersucht worden. Ein prinzipiell neues Resultat konnte dementsprechend nicht mehr erwartet werden. Immerhin haben die vorstehenden Untersuchungen da und dort einige Details weiter aufzuklären vermocht.

Seit Delpino werden vier Typen von Bestäubungseinrichtungen unterschieden: 1. Die Klappeinrichtung, 2. die Explosionseinrichtung, 3. die Nudelpumpeneinrichtung, 4. die Griffelbürsteneinrichtung. Nicht selten finden sich nun mehrere dieser Einrichtungen in einer einzigen natürlichen Gruppe vor. Z. B. ist die Genisteaegruppe durch Klapp-, Explosions- und Pumpenblüten vertreten. Ebenso verhalten sich die *Trifolieae.* Bei den *Galegeae* finden wir außer Blüten mit Klapp- und Explosionsvorrichtung auch noch solche mit Griffelbürstentypus. Die *Hedysareae* haben Klapp- und Pumpenvorrichtung. Hiergegen ist die Loteaegruppe nur durch Nudelpumpenblüten vertreten; ebenso haben die *Phaseoleae* nur Griffelbürsteneinrichtung. Die *Vicieae* haben bis auf einen Ausnahmefall, der Klappeinrichtung zeigt, sonst nur Griffelbürstentypus. Es sei ausdrücklich bemerkt, daß hier nur die von mir untersuchten Arten in Betracht gezogen werden und daß es infolgedessen dahingestellt bleiben muß, ob die nicht untersuchten Gattungen andere, bei den einzelnen Gruppen nicht angegebene Bestäubungstypen besitzen.

1. Es scheint nun zweckmäßig, zunächst die zweifellos sehr natürliche Gruppe der *Genisteae* einmal näher zu betrachten und zu untersuchen, wie Griffel und Narbe durch den Bestäubungsmechanismus beeinflußt werden. Es läßt sich nicht vermeiden, auch etwas weiter auszuschauen und den Bau des Schiffchens und der Staubgefäße in die Betrachtung mit einzuziehen.

a) Bei den *Genisteae* findet sich Explosionseinrichtung bei *Ulex europaeus, Genista pilosa, Cytisus scoparius, Cytisus canariensis* und *Spartium junceum.*

Der Griffel hat im allgemeinen schwach gebogene Form; stärkere Krümmung tritt nach der Explosion ein, in exquisitem Maße bei *Cytisus scoparius,* wo der Griffel sich spiralig einrollt. Es ist bekannt, daß die Explosionseinrichtung dieser Spezies darauf beruht, daß die Staubblattgriffelsäule einerseits und das Schiffchen andrerseits entgegengesetzte Spannung aufweisen. Das vorzeitige Losschnellen wird durch den Zusammenschluß der vorderen Schiffchenränder verhindert.

Die Spannung des Griffels wurde etwas näher untersucht bei *Cytisus scoparius.* Es wurden sowohl losgeschnellte Griffel als auch solche, die die Explosionsbewegung noch nicht ausgeführt hatten, der Plasmolyse in starker Kochsalzlösung unterworfen. Letzteres wurde so bewerkstelligt, daß das ganze, noch nicht geöffnete Schiffchen in die Lösung gebracht wurde, nachdem es mit einer Öffnung versehen worden war, damit das Plasmolyticum auch Zutritt zu dem Griffel habe. Es zeigte sich nun einerseits, daß die Krümmung durch Plasmolyse nicht rückgängig gemacht werden kann, andrerseits auch, daß durch die Plasmolyse die Einrollung nach Befreiung des Griffels aus dem Schiffchen nicht verhindert wird. Denn stets beim Entfernen des Schiffchens bei in toto plasmolysierten Exemplaren nahm der Griffel die spiralig eingerollte Form an. Es beruht somit die Spannung des Griffels auf einem stärkeren Wachstum der Vorderseite des Griffels, die nach der Explosion zu einer Verlängerung der betreffenden Seite und damit zur Einrollung führen muß.

Die Narbe weist meist die schmale, kammförmige Gestalt auf (*Cytisus scoparius, Cytisus canariensis, Ulex europaeus*), oder sie hat elliptische Form und sitzt dem Griffel einseitig auf (*Genista pilosa, Spartium junceum*). Narbenhaare sind meist vorhanden. Sie neigen entweder über der Narbe zusammen und schließen die Narbenpapillen vollständig ein, oder sie sind bedeutend kürzer als die Papillen selbst und können dann natürlich keinen Schutz für diese abgeben. Keine Narbenhaare finden sich bei *Spartium junceum;* sie sind hier durch einen Kragen verholzter Epidermis ersetzt.

Die Gestalt des Schiffchens ist natürlich der schwach gebogenen Griffelform angepaßt. Es zeigt in den meisten Fällen überhaupt keine Schnäbelung, eine geringe bei *Cytisus scoparius* und *Spartium junceum.*

Es war nun von Interesse zu untersuchen, durch was der Verschluß der inneren[1]) Schiffchenränder, durch welchen das Los-

[1]) Es sei hier noch einmal ausdrücklich auf die Anmerkung auf Seite 84 verwiesen.

schnellen des Griffels verhindert wird, zustande kommt. Einer genauen Untersuchung in dieser Hinsicht diente *Ulex europaeus.* Daß der Verschluß nicht durch ausgeschiedene Stoffe, etwa Wachs oder ähnliches bewirkt wird, geht daraus hervor, daß weder durch Erwärmen noch durch starke Lösungsmittel (Äther und dergleichen) die Verbindung zu lösen ist. Macht man aber dünne Querschnitte durch die verklebte Zone, so zeigt sich, daß die Kutikula der Schiffcheninnenfläche beiderseits Vorsprünge und Vertiefungen bildet; längs der verklebten Ränder passen die Vorsprünge einer Seite genau in Vertiefungen auf der gegenüberliegenden Seite hinein und umgekehrt. Die Erhabenheiten bilden von der Fläche gesehen keine Zapfen, sondern unregelmäßig verlaufende Leisten. Wir werden diese Verbindung mit Raciborski (Raciborski. 1895) eine Kutikularnaht nennen.

Es lag nun die Frage nahe, wie die Verbindung der anderen Ränder auf der Schiffchenvorderseite, die doch eine festere ist, zustande kommt. Untersucht man daraufhin ebenfalls wieder *Ulex europaeus,* so findet man, daß auf dieser Seite des Schiffchens ein Teil der Epidermiszellen der zusammenstoßenden Blattränder zu Haaren ausgewachsen ist. Der Zusammenhalt beider Ränder wird nun dadurch bewirkt, daß diese Haare sich ineinander verfilzen und ein festes Geflecht bilden. Längs eines schmalen Streifens findet man auch auf der Vorderseite Verklebung der Schiffchenränder durch Kutikularnaht, doch kommt diese weniger als die Haare für die feste Verbindung in Betracht. Es sei erwähnt, daß die Haarverfilzung hier etwa die gleiche Erscheinung ist, wie sie Falck von Viola-Antheren angibt (Falck. 1910). Außer bei *Ulex europaeus* kommt dieser Typus nur noch bei *Spartium junceum* vor.

Eine innigere Verbindung der Petala auf der Schiffchenvorderseite finden wir zum Beispiel bei *Genista pilosa.* Hier legen sich die beiden Kronblätter mit ihren schmalen Rändern fest aneinander; aber sie beschränken sich mit ihrer Verbindung nicht auf eine Kutikularnaht, sondern es tritt teilweise Resorption der Kutikula und feste Verwachsung der Zellulosemembranen ein. Auf Querschnitten findet man demgemäß längs der Verbindungsstelle fest verwachsene Membranpartien, die abwechseln mit nicht resorbierten Kutikularresten.

b) Nudelpumpeneinrichtung zeigen bei den *Genisteae Lupinus* und *Laburnum vulgare.*[1]) Beide haben den direkt senkrecht vom Fruchtknoten aufsteigenden Griffel und zentrische, kugelige Narbe. Der sie umgebende Haarkranz neigt aber nicht

[1]) Der Bestäubungsmechanismus von *Laburnum vulgare* ist in der Literatur (Kirchner. 1888; H. Müller. 1873) stets als Klappvorrichtung beschrieben. Ich konnte jedoch feststellen, daß zunächst nach dem Aufblühen der Mechanismus von *Laburnum vulgare* entschieden als Nudelpumpe wirkt. Erst durch relativ starken Druck auf die Schiffchenwände erreicht man es, daß diese sich voneinander lösen und die ganze Geschlechtssäule aus dem Schiffchen herausklappt. Zum mindesten ist die Einrichtung als Übergang zur Nudelpumpe zu bezeichnen, so wie es Kirchner bei *Cytisus nigricans* tut.

über ihr zusammen, sondern die Haare stehen sämtlich schräg vom Griffel ab und bilden nach oben hin einen tellerförmigen Hohlraum um die Narbe. Dieser Haarkranz ist schon von Hermann Müller bei *Lupinus luteus* als Schutz der Narbe gegen den Pollen der eigenen Blüte gedeutet worden. Ob ihm diese Funktion wirklich zukommt, scheint mir nach meinen Untersuchungen bei *Lupinus albus* zweifelhaft. Man findet stets in noch unbesuchten Blüten reichlich Pollen auf der unzerriebenen Narbe. Da die Narbe gerade zwischen den Antheren der fünf größeren, inneren Antheren steht, so muß auch unbedingt Pollen der eigenen Blüte auf die Narbe gelangen. Dies muß ja auch möglich sein; wie könnten sonst sich selbst überlassene Blüten fruchten, wie es bei *Lupinus albus* ja sicher der Fall ist? Ob hier der auseinanderspreizende Haarkranz aus der Pumpeneinrichtung erklärt werden darf, etwa als Vorrichtung, die dazu dient, den Pollen in dem Schiffchen nach oben zu drücken, ist deshalb zweifelhaft, weil bei dem großen Umfang der Antheren, die hier als Pumpenkolben wirken, eine Mitwirkung dieser kleinen Fläche kaum in Betracht kommen dürfte. Es sei hier bemerkt, daß als Schutz gegen den Pollen der eigenen Blüte wohl eher die Haare bei *Ulex europaeus* angesprochen werden dürfen, die, wie oben erwähnt, vollständig über der Narbe zusammenneigen.

Der Gestalt des Griffels entsprechend ist das Schiffchen hier geschnäbelt. Die Pumpeneinrichtung verlangt eine festere Verbindung der beiden Schriftchenränder auf der Hinterseite als die Klappeinrichtung. *Lupinus esculentus* hat zum Beispiel auf der Hinterseite dieselbe Kutikularnaht, wie wir sie vorhin beschrieben haben. Aber die Verzahnung ist hier eine so feste, daß sie einen viel besseren Zusammenhalt bedingt. Auf der Vorderseite finden wir die schon erwähnte teilweise Verwachsung der Membran unter Resorbtion der Kutikula an der betreffenden Stelle. An der Spitze bleibt natürlich das Schiffchen offen, damit hier der Pollen und nachher die Narbe durchtreten kann.

c) Klappeinrichtung endlich weisen bei den *Genisteae Cytisus purpureus* und *Genista sagittalis* auf. *Genista sagittalis* schließt an die Explosionseinrichtung an. Es fehlt nur die entgegengesetzte Spannung von Staubblattgriffelsäule und Schiffchen; eine Explosion ist deshalb nicht möglich. *Cytisus purpureus* schließt an die Pumpeneinrichtung an. Die Form des Schiffchens, Gestalt von Griffel und Narbe sind nicht wesentlich verschieden von *Laburnum vulgare,* nur wirkt der Mechanismus nicht als Nudelpumpe, sondern die Geschlechtssäule klappt schon bei geringem Druck auf das Schiffchen heraus.

Die Klappeinrichtung stellt also bei den *Genisteae* offenbar keinen einheitlichen Typus vor, sondern man muß sie entweder als Reduktion der Nudelpumpeneinrichtung resp. der Explosionseinrichtung ansehen oder aber als primitives Entwicklungsstadium dieser beiden Typen.

Zusammenfassend kann man also sagen (wenn von der Klappeinrichtung jetzt abgesehen wird): Es prägt sich die Nudelpumpe

schon in dem rechtwinklig gekrümmten Griffel und in dem geschnäbelten Schiffchen aus, während sich bei der Explosionsvorrichtung der gleichmäßig gekrümmte Griffel vorfindet und das nichoder schwach geschnäbelte Schiffchen. Daß diese Gestalt det Griffels für die Explosionsblüten von Vorteil ist, sieht man leicht ein. Es wird durch die gleichmäßige Krümmung die elastische Spannung auf eine größere Strecke des Griffels verteilt. Es sei auch noch darauf hingewiesen, daß wir bei dem Explosionstypus überall die elliptische oder kammförmige Narbe vorfanden, während der Pumpentypus durch eine zentrische, kugelige Narbe ausgezeichnet ist. Es mag dahingestellt bleiben, ob damit ein besonderer Vorteil erzielt wird.

2. Es wird nun von Interesse sein, zu sehen, wie diese beiden Typen in den anderen Gruppen entwickelt sind. Wir werden die übrigen Unterfamilien nun also zusammenfassend unter dem Gesichtspunkte ihrer Bestäubungsmodi betrachten. Vorangestellt sei der Nudelpumpentypus.

a) Nudelpumpeneinrichtung. Dieselbe findet sich in der Gruppe der *Trifolieae* bei *Ononis,* ferner bei sämtlichen untersuchten *Loteae* und bei einigen *Hedysareae (Coronilla, Scorpiurus).* Es zeigt sich, daß der direkt rechtwinklig an den Fruchtknoten ansetzende Griffel, wie wir ihn bei den Nudelpumpen der *Genisteae* vorfanden, nicht unbedingt notwendig ist. Ein solcher findet sich zwar bei *Tetragonolobus, Lotus* und *Coronilla.* Dagegen bildet er einen stumpfen Winkel mit dem Fruchtknoten bei *Scorpiurus vermiculatus.* Der Griffel kann aber auch zunächst den Fruchtknoten gradlinig fortsetzen und erst im oberen Teil eine stumpfwinklige oder rechtwinklige Biegung erfahren. Ersteres ist bei *Ononis* der Fall, letzteres bei *Anthyllis vulneraria.*

Auch in Gestalt und Stellung der Narbe zeigen sich große Verschiedenheiten. Narbenhaare sind nirgends zu finden. Aber es kann die Narbe ein vollständig zentrisch ausgebildetes Köpfchen sein *(Ononis hircina)* oder sie kann elliptischen Querschnitt haben und dem Griffel schräg aufsitzen (*Coronilla varia*). Sogar Vertreter einer Gattung können sich in dieser Hinsicht unterscheiden, wie z. B. *Lotus Jacoboeus* und *Lotus corniculatus.*

Von der Schiffchenform läßt sich zusammenfassend nur sagen, daß sie bei allen eine mehr oder weniger deutlich geschnäbelte ist. Im einzelnen ist die Form bei den verschiedenen Spezies verschieden. Betrachten wir in dieser Hinsicht etwas genauer die beiden Tetragonolobusarten. Auf die Verschiedenheit in Gestalt des Griffels und Stellung der Narbe bei *Tetragonolobus siliquosus* und *Tetragonolobus purpureus* haben wir schon im ersten Teil hingewiesen. Dementsprechend sind auch die Schiffchen verschieden ausgebildet. *Tetragonolobus purpureus* hat ein ziemlich langgeschnäbeltes Schiffchen, das sich vor seinem Ende plötzlich etwas verschmälert und so zu einer besonderen Spitze absetzt. Hier und zwar an der Hinterseite ist das Schiffchen offen, und an dieser Stelle tritt der Pollen und auch die gerade an dieser Stelle sich befindende Narbe aus. Nehmen wir auf der anderen Seite *Tetragonolobus*

siliquosus, so weist schon die Narbe nach der entgegengesetzten Richtung, also nach vorn. Das Schiffchen ist hier nicht so lang geschnäbelt, auch ist es am Ende abgerundet. Der Stellung der Narbe entsprechend befindet sich nun der Spalt für den Pollenaustritt nicht an der Hinterseite, sondern auf der Vorderseite des Schiffchens.

Tetragonolobus wurde auch hinsichtlich der Verwachsung seiner Schiffchenränder etwas näher untersucht. Das Schiffchen ist auf der Hinterseite ebenfalls durch Kutikularnaht verklebt. Doch ist die Verbindung der beiden Ränder eine so starke, daß es nicht leicht möglich ist, sie zu trennen. Oft reißt sogar bei dieser gewaltsamen Trennung die Kutikula an einzelnen Stellen ab. Es mag dahingestellt bleiben, ob dies auf einer außerordentlich festen Verzahnung oder darauf beruht, daß hier vielleicht schon teilweise Verschmelzung der beiderseitigen Kutikularschichten eingetreten ist. Die Verbindung auf der Vorderseite ist eine weit innigere. Hier sind die beiden Petala vollständig verwachsen und eine Grenze ist nicht mehr zu konstatieren. Epidermis und Kutikula ziehen über die Verwachsungsstelle hinweg, und darunter liegt das ohne wahrnehmbare Grenze aneinanderschließende Parenchym beider Petala. Es sei gleich hier schon erwähnt, daß diese feste Verwachsung auf der Schiffchenvorderseite bei fast allen anderen Vertretern auch der anderen Bestäubungstypen sich zeigt.

Den meisten hier genannten Pumpenblüten kommt noch eine Eigenschaft zu, die den *Genisteae* desselben Typus fehlt. Es ist dies die keulenförmige Anschwellung der Filamente direkt unterhalb der Antheren. Diese angeschwollenen Filamente wirken bekanntlich als Pumpenkolben bei dem Auspressen des Pollens aus dem Schiffchen. Untersucht man die Filamente etwa von *Tetragonolobus siliquosus,* die diese Anschwellung in exquisitem Maße zeigen, genauer, so findet man, daß das Gewebe des Filaments in dem verdickten Ende in ein lockeres Parenchym übergeht, das mit großen, lufterfüllten Interzellularen versehen ist. Dies Parenchym ist außerordentlich zart, es gelingt deshalb nicht leicht, einen intakten Schnitt durch dasselbe zu bekommen. In der Mitte wird der ganze Staubfaden von einem Gefäßbündel durchzogen. Eine noch stärkere Auflockerung des Gewebes zeigt das angeschwollene Ende der Filamente von *Coronilla Emerus.* Diese geht hier soweit, daß das Gefäßbündel, das die Mitte durchzieht, nur mehr durch netzartig verzweigte Zellstränge mit der Epidermis in Verbindung steht. Bei den hier genannten Nudelpumpen konnte nur bei *Coronilla varia* diese Eigenschaft der Antheren nicht festgestellt werden.

b) Explosionseinrichtung. Dieser Bestäubungstypus findet sich außer bei den betrachteten *Genisteae* noch bei der Gattung *Medicago* der *Trifolieae* und bei *Indigofera dosua* der *Galegeae.*

Die Griffelformen dieser beiden Explosionsblüten sind nicht nur untereinander vollständig verschieden, sie unterscheiden sich auch beide streng von den *Genisteae* mit Explosionseinrichtung. Was *Medicago,* auf dessen merkwürdige Griffelform nochmals besonders hingewiesen werden soll, von den *Genisteae* mit Explosions-

vorrichtung unterscheidet, hat schon Hermann Müller (Befruchtung der Blumen . ., Seite 226) hervorgehoben. Wir wollen das dort gesagte hier kurz erwähnen:

α) Während bei *Sarothamnus (Cytisus scoparius)* der lange Griffel allein als losschnellende Feder fungiert, bei *Genista tinctoria* dagegen die Geschlechtssäule nach oben, das Schiffchen mit den Flügeln nach unten gespannt ist, liegt bei *Medicago* die Federkraft fast ausschließlich in den oberen Staubfäden. Der Griffel wird bei *Medicago* also nur passiv bewegt.

β) Die Hemmung, welche die aufwärts federnde Geschlechtssäule in der jungfräulichen Blüte gewaltsam in wagerechter Lage gespannt hält, liegt bei *Medicago sativa* nicht, wie bei *Sarothamnus* und *Genista* in der Verwachsung der hinteren Ränder des Schiffchens, vielmehr in zwei nach vorn und zwei nach hinten gerichteten Fortsätzen, mit welchen die vereinigten unteren Blumenblätter die Oberseite der Geschlechtssäule umfassen.

Das hier gesagte gilt für die untersuchten *Genisteae* mit Explosionsvorrichtung so gut wie für die von H. Müller erwähnte *Genista tinctoria.*

Ein dritte Art von Explosionsblüte finden wir nun in *Indigofera.* Schon in dem rechtwinklig an den langen Fruchtknoten ansetzenden, gerade aufsteigenden Griffel scheidet sie sich von den anderen. Die Beschreibung des Explosionsvorganges ist schon von Hildebrand (Bot. Ztg. 1866. Seite 74 u. 75.) gegeben. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß der Explosionsvorgang lediglich auf der Spannung des Schiffchens beruht, das beim Losschnellen nach vorn klappt, während die Staminalröhre in ihrer Stellung verbleibt. Das gespannte Schiffchen wird hier wie bei *Medicago* durch zwei transversal und einander entgegengesetzt gerichtete Vorsprünge der Basalteile der Schiffchenpetala am vorzeitigen Losschnellen gehindert. Diese Vorsprünge umfassen die Oberseite der Geschlechtssäule und gleiten erst über dieselbe hinweg, wenn durch Druck auf die Flügel die hinteren Ränder des Schiffchens auseinander weichen.

Das Schiffchen ist auch bei den hier besprochenen Explosionsblüten nicht geschnäbelt. Hingewiesen sei noch darauf, daß die Verbindung der das Schiffchen bildenden Petala auf der Vorderseite auf fester Verwachsung beruht.

c) Griffelbürsteneinrichtung. Sie findet sich bei vielen *Galegeae,* allen *Vicieae* außer *Cicer arietinum* und bei den *Phaseoleae.*

Auch hier treffen wir wieder die verschiedensten Griffelformen an. Am häufigsten tritt wieder der einfach senkrecht an den Fruchtknoten ansetzende Griffel auf: Bei allen *Vicieae,* bei *Robinia, Swainsonia* etc. *Sutherlandia* hat stumpfwinklig gekrümmten Griffel und endlich die *Phaseoleae: Vigna* und *Phaseolus* spiralig eingerollten Griffel. Was alle einheitlich charakterisiert, ist eben die als Griffelbürste bezeichnete Behaarung des Griffels. Diese kann aber die verschiedensten Formen annehmen. Entweder umgibt die Griffelbürste allseitig, wie bei *Robinia, Phaseolus, Vigna,* den oberen Teil des Griffels, oder sie ist einseitig ausgebildet. Dann erfüllt

sie entweder die ganze Innenseite des Griffels *(Lathyrus, Pisum)*, oder es sind nur Haare in bestimmt vorgezeichneten Linien ausgebildet *(Vicia, Colutea)*.

Form und Stellung der Narbe variiert nun hier am meisten. *Robinia pseud-acacia* hat ein gerade aufsitzendes, zentrisches Narbenköpfchen, *Sutherlandia* schief aufsitzende, zentrische, *Pisum* hufeisenförmig gestaltete, *Vicia* kegelförmig ausgebildete Narbe usw. Jede Gattung ist eigentlich durch eine eigene Narbenform charakterisiert.

Am bemerkenswertesten, ökologisch aber ganz und gar unverständlich ist die Narbe von *Colutea.* Sie sitzt vollständig geschützt in dem von dem übergebogenen Griffel gebildeten Winkel, gleichsam als wollte sie sich gegen jede Fremdbestäubung sichern; und doch ist eine solche gerade notwendig. Kirchner hat zwar den Bestäubungsvorgang durch Insekten beschrieben, doch ist immerhin unverständlich, warum hier diese sonderbare Narbe ausgebildet ist und die Pflanze sich nicht mit einer einfacheren und vielleicht vorteilhafteren Form begnügt hat.

Was die Form des Schiffchens anlangt, so herrschen auch hier große spezifische Verschiedenheiten, auf die wir nicht eingehen wollen. Mit derselben Gestalt des Griffels etwa verträgt sich das nicht geschnäbelte Schiffchen von *Swainsonia,* das mehr oder weniger geschnäbelte von *Robinia, Lathyrus pratensis, Pisum sativum* und das dazwischen die Mitte haltende Schiffchen von *Colutea* und der Viciaarten. Erwähnt sei besonders die der spiraligen Einrollung des Griffels folgende eingerollte Form des Schiffchens von *Phaseolus* und *Vigna.*

Ein Wort noch über die Funktion der Griffelbürste bei *Phaseolus multiflorus.* Außer der eigentlichen Griffelbürste, die unterhalb der Narbe aufhört und den obersten Teil des Griffels etwa einen Millimeter weit freiläßt, ist noch ein Kranz von Haaren vorhanden, der die Narbe umgibt. Nach Kirchner (Flora von Stuttgart) hat dieser Kranz außer der Funktion, die Narbe vor dem Pollen der eigenen Blüte zu schützen, noch die Aufgabe, das in großen Mengen abgesonderte Sekret am Ablaufen zu verhindern. Wie schon früher, muß auch hier darauf hingewiesen werden, daß der Schutz vor spontaner Selbstbestäubung durch den Haarkranz ein zweifelhafter ist. Findet man doch auch hier in jungfräulichen Blüten immer Pollen der eigenen Blüte auf der Narbe. Daß dem Haarkranz die andere von Kirchner angegebene Funktion zugeschrieben werden darf, will mir ebenfalls unwahrscheinlich erscheinen. Man findet zwar an schon besuchten Blüten mit zerriebener Narbe die umgebenden Haare mit Sekret vollgeschmiert. Doch zweifle ich, ob ohne den Haarkranz ein Herablaufen des Sekrets stattfinden würde. Andere Narben, die sicher das Sekret in ebenso großen Mengen aufweisen (z. B. *Trifolium, Vicia, Clianthus)*, zeigen keinen Haarkranz.

d) Klappeinrichtung. Dieser Bestäubungsmechanismus ist, wenn man von der Griffelbürste absieht, nicht prinzipiell verschieden von dem eben besprochenen. Es ist wohl auch anzu-

nehmen, daß die mit Klappeinrichtung ausgestattete Blüte von *Cicer arietinum,* wenn wirklich sie eine Verwandte der anderen *Vicieae* ist, eine Reduktionsform des Griffelbürstentypus besitzt.

Weiter findet sich außer bei den besprochenen *Genisteae* Klappeinrichtung noch bei den *Trifolieae, Galegeae* und *Hedysareae.* Auch hier sind die verschiedensten Formen von Griffel und Narbe vertreten. Es sei nur erinnert an den langen, fadenförmigen Griffel der Trifoliumarten, dessen umgebogenes Ende die Narbe trägt, an den gleichmäßig gebogenen Griffel von *Melilotus,* an den rechtwinklig an den Fruchtknoten ansetzenden von *Galega, Astragalus galegiformis,* an den einen stumpfen Winkel mit dem Fruchtknoten bildenden Griffel von *Caragana,* endlich an die Formen, bei denen der Griffel selbst rechtwinklige Biegung zeigt, nämlich *Astragalus ponticus, Hedysarum, Onobrychis* etc. Hand in Hand mit dieser verschiedenen Ausbildung des Griffels geht die verschiedene Ausgestaltung des Schiffchens. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Klappeinrichtung den primitivsten Bestäubungsmechanismus vorstellt, der Anlehnung an sämtliche andere Typen zeigt, und der sowohl Reduktionsform als niedere Entwicklungsstufe einer der drei anderen Typen darstellen kann.

Sowohl bei den Blüten mit Klappeinrichtung als auch bei denen mit Griffelbürsteneinrichtung ist die Verwachsung der Petala auf der Schiffchenvorderseite fast stets eine vollständige. Nicht ganz feste Verwachsung fand ich nur bei *Robinia pseud-acacia.* Hier greifen die beiden Ränder der Kronblätter etwas übereinander, längs der Verwachsungsstelle zeigen sie nur teilweise Resorbtion der Kutikula. Eine bloße Kutikularverzahnung, wie sie bei den Explosionsblüten der *Genisteae* auf der Hinterseite des Schiffchens vorkommt, fand ich noch auf der Vorderseite des Schiffchens der zu den *Podalyrieae* gehörigen *Baptisia,* die Klappeinrichtung besitzt. Hier greifen die Ränder ähnlich übereinander wie bei *Robinia.* Doch findet sich längs der Berührungsfläche nur eine einfache Kutikularnaht. Die Verbindung ist hier leicht zu lösen.

Die vier Bestäubungstypen überblickend, kommen wir also zu dem Gesamtresultat: Nur bei der Griffelbürste kann man am Bau des Griffels den Bestäubungsmechanismus erkennen, bei den drei anderen Typen besteht keine allgemein gültige Beziehung zwischen der Bestäubungseinrichtung und der Gestalt und dem Bau von Griffel und Narbe. Auch die Gestalt des Schiffchens pflegt nicht für einen der Typen eine charakteristische zu sein. Immerhin zeichnen sich Griffelbürste und Nudelpumpe in der Regel durch mehr oder weniger geschnäbeltes Schiffchen aus, und bei gewissen Explosionseinrichtungen und Nudelpumpen sind die Schiffchenpetala nicht nur auf der Außenseite, sondern auch auf der Innenseite mehr oder weniger fest verbunden. Die vier Bestäubungstypen lassen sich mithin nicht durch bestimmte Formen von Griffel und Narbe charakterisieren. Es läßt sich also auch in Fällen, wo ein Griffel anders gebaut ist als bei verwandten Formen, nicht sagen, daß die Abweichung ökologisch erklärt werden könne.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Form des Griffels und der Narbe der *Papilionaceae* ist außerordentlich verschieden. Die Verschiedenheiten können aber im allgemeinen durchaus nicht dazu benutzt werden, um die einzelnen Unterfamilien zu kennzeichnen, und sie weisen auch keine durchgreifenden Beziehungen zu den bekannten vier Bestäubungstypen auf. Dagegen zeigt sich, daß sie für einzelne Gattungen oder Arten sehr charakteristisch sein können.

2. Annähernd das gleiche gilt auch von der Gestalt des Schiffchens.

3. Ganz allgemein aber zeigt der feinere Bau der Narbe eine Eigentümlichkeit, die allen untersuchten *Papilionaceae* und mehreren *Caesalpinaceae*, nicht aber den *Mimosaceae* zukommt. Die Narbe ist nämlich zerreiblich; sie wird schon nach leisestem Druck oder schon mit dem Alter desorganisiert und in einen Klumpen öliger Substanz verwandelt.

4. Die ökologische Bedeutung der Zerreibbarkeit dürfte darin liegen, daß die Pollenkörner so in Berührung mit dem Zellsaft des Narbengewebes gelangen, der ihnen dann die Keimung gestattet. Die Selbststerilität vieler *Papilionaceae* beruht darauf, daß die Pollenkörner ohne eine solche Zerstörung der Narbe die Keimungsbedingungen nicht finden.

5. Über die chemische Natur des Öles läßt sich nicht viel sagen. Bei den *Genisteae* löst es sich schon leicht in Alkohol, bei den übrigen Unterfamilien der *Papilionaceae* zeigt es sich gegen sämtliche Lösungsmittel, selbst gegen Äther, Chloroform, Kalilauge, Javellenwasser etc. resistent.

6. Einigermaßen ähnliche Narbenstrukturen finden sich bei den *Crassulaceae*, die den Leguminosen systematisch nahestehen, ferner bei *Polygala*, deren Blüte eine große habituelle Ähnlichkeit mit der Papilionaceenblüte hat; dann auch noch hin und wieder: *Corydalis*, *Atropa*, *Rhododendron*. Dagegen sind von der Papilionaceennarbe vollständig verschieden diejenigen der verwandten Familien der *Mimosaceae*, *Rosaceae* und *Saxifragaceae*.

Die Bedeutung der Öle der hier genannten Formen dürfte darin zu suchen sein, daß sie, sofern sie nicht wie bei *Corydalis* Zerreibbarkeit bewirken, eine Lockerung des Narbengewebes herbeiführen, das den Eintritt der Pollenschläuche erleichtert, oder daß sie auch bloß die Narbenoberfläche klebrig machen und so das Anhaften des Pollens ermöglichen.

Literatur.

Behrens, Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. [Diss.] Göttingen 1875.

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1894. Teil III. 1. Hälfte: *Leguminosae* (Taubert).

Falck, Über die Syngenese der Viola-Antheren. (Svensk bot. Tidskrift. Bd. 4. 1910. Heft 1.)

Guéguén, Anatomie comparée du tissu conducteur, du style et du stigmate des *Phanérogames*. (Journal de bot. XV. 1901.)

Hildebrand, Über die Vorrichtungen an einigen Blüten zur Befruchtung durch Insektenhülfe. (Bot. Zeitung. 1866.)

Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten. (Bot. Zeitung. 1907. Heft V und VI.)

Kirchner, Neue Beobachtungen über die Bestäubungseinrichtungen einheimischer Pflanzen. Stuttgart 1886.

— Flora von Stuttgart und Umgebung. Stuttgart 1888.

— Beiträge zur Biologie der Blüten. Stuttgart 1890.

— Über die Wirkung der Selbstbestäubung bei den Leguminosen. (Nat. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. 1905. 3, 1.)

Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898.

Müller, Hermann, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873.

— Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten. Leipzig 1881.

Raciborski, Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. (Flora. Bd. 81. 1895.)

Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

Wettstein, Untersuchungen über die Sektion „*Laburnum*" der Gattung *Cytisus*. (Österr. bot. Zeitschr. 1890.)

Witte, Über die Selbststerilität des roten Klees. (Svensk. bot. Tidskrift. Bd. II. 1908. Heft 4.)

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

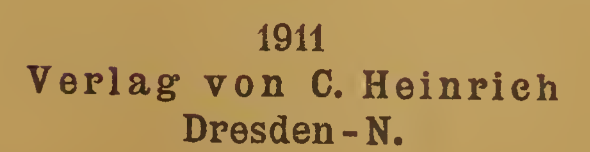
Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.



1911
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 15. Juli 1911.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage.

Von

Dr. August von Hayek.

Mit Tafel VIII—XII.

Einleitung.

Es dürfte wenige phanerogame Pflanzenfamilien geben, in der die Systematik noch so wenig der phylogenetischen Entwicklung Rechnung trägt als bei den Cruciferen. Nahezu siebzig Jahre lang beherrschte De Candolles vollständig künstliches, wenn auch einzelne gute Ideen enthaltendes System, bez. seine mehr oder minder glücklichen Modifikationen durch Grenier-Godron, Bentham und Hooker, Pomel u. v. a. die Literatur vollständig, bis dasselbe erst von Velenovsky, dann von Prantl vollkommen verlassen wurde. Prantls System, das gegenüber dem von De Candolle einen kolossalen Fortschritt bedeutet, läßt leider auch die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Gruppen zu einander gar nicht oder nur sehr verschleiert erkennen. Dazu kommt, daß Prantls System heute infolge der zahlreichen späteren Spezialuntersuchungen über die Familie der Cruciferen durch Solms-Laubach, Bayer, Schweidler, Calestani u. a. heute schon in vieler Beziehung als veraltet angesehen werden muß. Als ich daher bei der Bearbeitung der Cruciferen in meiner „Flora von Steiermark" genötigt war, mich für ein System der Gattungen dieser Familie zu entscheiden, widerstrebte es mir, einerseits den veralteten De Candolleschen, auch durch Pomel nur unwesentlich verbesserten Standpunkt einzunehmen, andererseits konnte ich mich auch nicht entschließen, das in vielen Details meinem systematischen Gefühle widerstrebende Prantlsche System zu akzeptieren und die neueren Untersuchungen über diese Familie ganz außer acht zu lassen. Ich entschloß mich dann schließlich, die steiermärkischen Genera auf Grund der neueren systematischen

und anatomischen Untersuchungen von Pomel, Solms-Laubach, Prantl, Velenovsky, Bayer, Schweidler und zum kleineren Teile auch auf Grund eigener Untersuchungen nach neuen Prinzipien zu gruppieren, und bin bei dieser Gelegenheit zu einem Systeme gelangt, das von dem, in vorliegender Arbeit niedergelegten, nur in geringfügigen Punkten abweicht. Natürlich konnte mich aber eine auf verhältnismäßig so wenige europäische Genera beschränkte und hauptsächlich auf Literaturstudien basierende Systematik nicht befriedigen, und ich unternahm nun selbst eingehende Untersuchungen, um ein wenigstens halbwegs den natürlichen Verhältnissen, d. h. der phylogenetischen Entwicklung Rechnung tragendes System der Cruciferen zu entwerfen. Die reichen Schätze der botanischen Abteilung des k. und k. Naturhistorischen Hofmuseums in Wien, deren Benutzung mir Herr Custos Dr. A. Zahlbruckner in liberalster Weise gestattete, ermöglichten es mir, die weitaus größte Zahl von Cruciferengattungen selbst zu untersuchen; eine weitere Zahl von Gattungen konnte ich aus den Herbarien des bot. Instituts der Universität Wien, des kgl. bot. Gartens und Museums in Berlin, des kaiserl. bot. Gartens und Museums zu St. Petersburg, sowie des Herbariums Haußknecht zu Weimar zur Einsicht erhalten; eine seit mehr als vier Monaten mir in Aussicht gestellte Sendung aus dem Field-Museum in Chicago ist leider bis heute nicht eingetroffen.[1]) Den Vorständen der genannten Institute erlaube ich mir an dieser Stelle für ihr freundliches Entgegenkommen meinen herzlichsten Dank zu sagen; ich war dadurch in die Lage versetzt von den im nachfolgenden angeführten 227 Cruciferengattungen 211 persönlich zu untersuchen und die bei Prantl noch ziemlich ansehnliche Zahl von Gattungen unsicherer Verwandtschaft auf ein sehr kleines Maß zu reduzieren.

Von den anscheinend ursprünglichsten Formen ausgehend, vom einfachen zum komplizierteren, von den vollkommenen zu den reduzierten Formen allmählich fortschreitend, und vor allem nie die Möglichkeit der phylogenetischen Ableitung einer Formengruppe aus der anderen außer acht lassend, bin ich endlich zu dem im nachfolgenden dargelegten Systeme gelangt, welches, wenn es auch noch nicht als endgiltig feststehend betrachtet werden darf und im Detail gewiß noch mancher Verbesserung fähig ist, doch hoffentlich einen Schritt weiter in der Erkenntnis der phylogenetischen Entwicklung der Cruciferen darstellt und als Grundlage weiterer diesbezüglicher Studien dienen kann.

Teils zum Zwecke der Begründung meiner phylogenetischen Schlüsse, teils aus rein praktischen Motiven bringt die Arbeit gleichzeitig eine systematische Durcharbeitung der Familie bis zu den Gattungen herab, wie eine solche seit Baillon und Prantl nicht mehr erschienen ist.

---

[1]) Die Sendung ist inzwischen angelangt. (Anmerkung während des Druckes.)

Übersicht über die wichtigeren bisher aufgestellten Cruciferen-Systeme.

Linné. Linne (1, 2) teilte seine XV. Klasse der *Tetradynamia*, die die ganzen Cruciferen und außerdem nur noch die zu den Capparidaceen gehörige Gattung *Cleome* umfaßt, in zwei Ordnungen: *Siliculosae* und *Siliquosae*, von denen die ersten die Gattungen mit kurzen, die zweite die mit verlängerten linealen Früchten umfaßt. Linné kennt folgende Genera:

A. *Siliculosae.*

Myagrum, Vella, Subularia, Draba, Lepidium, Thlaspi, Cochlearia, Iberis, Alyssum, Clypeola, Biscutella, Lunaria.

B. *Siliquosae.*

Dentaria, Cardamine, Sisymbrium, Erysimum, Cheiranthus, Hesperis, Arabis, Thurritis, Brassica, Sinapis, Raphanus, Bunias, Isatis, Crambe.

Viele der Linnéschen Genera sind noch rein künstliche. So enthält *Myagrum* z. B. Arten von *Rapistrum, Neslia* und *Camelina, Sisymbrium* enthält neben der Mehrzahl der Sisymbriumarten auch *Roripa,* Linnés (3) 4 Arten von *Erysimum* werden heute unter die 4 Gattungen *Sisymbrium, Barbarea, Alliaria* und *Erisymum* verteilt. Auch die Anordnung der Gattungen ist noch eine recht willkürliche, doch verrät die Nebeneinanderstellung von *Erysimum — Cheiranthus — Hesperis* und *Brassica — Sinapis — Raphanus* einen Einblick in die wirklichen Verwandtschaftsverhältnisse.

Adanson. Bei Adanson (1) finden wir neben einer bedeutenden Vermehrung der Genera auch schon in der Gruppierung derselben einen merklichen Fortschritt, indem der die angustisepten Siliculosen von den latisepten trennt und auch die Gattungen mit geschlossen bleibenden Früchten in eine eigene Gruppe stellt. Er unterscheidet:

1. Les Raiforts.

Frucht eine zweiklappig aufspringende Schote. *Rapa, Kibera* (= *Sisymbrium supinum* L.), *Raripa, Sophia, Norta* (= *Sisymbrium strictissimum* L.), *Brassica, Conringia, Eruca, Sinapis, Erysimum, Alliaria, Cheiri, Hesperis, Leucoium* (= *Matthiola* L.), *Turritis, Cardamine, Dentaria.*

2. Les Lunaires.

Frucht ein vom Rücken zusammengedrücktes aufspringendes Schötchen mit breiter Scheidenwand.

Scopolia (= *Ricotia* L.)., *Lunaria, Alysson, Alyssoides* (= *Alyssum sinuatum* und *A. creticum* L.), *Gansblum* (= *Erophila*), *Adyseton, Konig, Aubrietia, Consana* (= *Subularia*), *Vesicaria.*

3. Les Thlaspis.

Frucht ein von der Seite zusammengedrücktes aufspringendes Schötchen mit schmaler Scheidewand.

Cochlearia, Soria, Hiericontis (= Anastatica), Carrichtera, Thlaspi, Nasturtium, Iberis, Arabis, Kandis, Thlaspidium.

4. Les Raiforts.

Frucht eine geschlossen bleibende Nuß oder in quere Glieder zerfallend.

Isatis, Jonthlaspi, Calepina, Laelia, Bricour, Cakile, Crambe, Raphanistrum.

Crantz. Im Gegensatz zu Adanson, den er heftig angreift, reduziert Crantz (1) die Linnéschen Genera noch durch die Zusammenziehung von *Cardamine* und *Dentaria.* Hingegen zeigt sich in der Umgrenzung und Charakterisierung der Gattungen ein wesentlicher Fortschritt gegenüber Linné. Weniger glücklich war Crantz in der Gruppierung der Gattungen; er unterscheidet drei Ordnungen, *Siliculosae, Siliquosae* mit *Siliquatae,* welch letztere nach Crantz die Zwischenformen zwischen beiden ersteren Gruppen, tatsächlich die Formen mit nicht aufspringenden Früchten umfaßt. Er unterscheidet folgende Gattungen:

I. *Siliculosae.*

Iberis, Thlapsi, Nasturtium, Lepidium, Alyssum, Clypeola, Lunaria, Draba, Cochlearia, Myagrum.

II. *Siliquatae.*

Isatis, Vella, Rapistrum, Raphanus.

III. *Siliquosae.*

Erysimum, Heliophila, Cheiranthus, Hesperis, Arabis, Cardamine, Sisymbrium.

Robert Brown. Nachdem zuerst Gärtner (1) auf die Verschiedenheiten aufmerksam gemacht hatte, die sich in den Samen in Bezug auf die Lage des Würzelchens zum Keimling ergeben, benutzte Rob. Brown (1) diese Merkmale zur besseren Begrenzung der Gattungen, was ihm auch außerordentlich glücklich gelungen ist. R. Brown war der erste, der die künstlichen Sammelgattungen Linnés, wie *Sisymbrium, Erysimum, Bunias* etc. naturgemäß begrenzte, die nicht hineinpassenden Arten ausschied, und so eigentlich der Begründer unserer auch heute noch anerkannten Cruciferengattungen wurde. Die Gattungen *Teesdalea, Aethionema, Petrocallis, Barbarea, Nasturtium, Stenopetalum, Hutchinsia, Malcolmia, Euclidium, Matthiola, Parrya* u. a. sind R. Browns Schöpfung, *Sisymbrium, Erysimum, Cheiranthus, Thlaspi* u. v. a. wurden von ihm wesentlich modifiziert und auf ihren heute angenommenen Umfang beschränkt. In der Anordnung der Genera jedoch zeigt sich in R. Browns Arbeiten kein wesentlicher Fortschritt gegenüber seinen Vorgängern.

De Candolle. Anläßlich der Bearbeitung seines „Regni vegetabilis Systema naturale" sah sich A. P. De Candolle genötigt, auch für die Cruciferen ein „natürliches" System aufzustellen. Nach Prüfung der in Betracht kommenden Merkmale (vergl. De Candolle 2) kam er zu dem Resultate, daß die Lagerung des Keimlings im Samen, bezw. die Lage des Würzelchens zu den Keimblättern und die Art der eventuellen Faltung der letzteren ein ausgezeichnetes Merkmal zur Aufstellung größerer Gruppen abgebe, während er die der Gestalt und der Art des Sich-Oeffnens der Frucht entnommenen Merkmale erst in zweite Linie stellte. Auf diese Weise gelangte er zu folgendem System, das bekanntlich entweder unverändert oder in ziemlich geringfügigen Modifikationen bis jetzt vielfach in Geltung blieb.

Subordo I. Pleurorhizae.

Keimblätter flach, Würzelchen seitlich dem Rand der Keimblätter anliegend (= o).

Tribus 1. *Arabideae.*

Frucht eine aufspringende Schote.

Matthiola, Cheiranthus, Nasturtium, Leptocarpaea, Notoceras, Barbarea, Stevenia, Braya, Turritis, Arabis, Macropodium, Cardamine, Pteroneurum, Dentaria.

Tribus 2. *Alyssineae.*

Frucht ein aufspringendes, vom Rücken her zusammengedrücktes Schötchen.

Lunaria, Savignya, Ricotia, Farsetia, Berteroa, Aubrietia, Vesicaria, Schiwereckia, Alyssum, Meniocus, Clypeola, Peltaria, Petrocallis, Draba, Erophila, Cochlearia.

Tribus 3. *Thlaspidea.*

Frucht ein von der Seite zusammengedrücktes Schötchen mit schmaler Scheidewand.

Thlaspi, Capsella, Hutchinsia, Teesdalia, Iberis, Biscutella, Megacarpaea, Cremolobus, Menonvillea.

Tribus 4. *Euclidieae.*

Frucht eine nicht quergefächerte Nuß.

Euclidium, Ochthodium, Pugionium.

Tribus 5. *Anastaticeae.*

Frucht quer gefächert.

Anastatica, Morettia.

Tribus 6. *Cakilinea.*

Frucht quer in 1—2 samige Glieder zerfallend.

Cakile, Rapistrum, Cordylocarpus, Chorispora.

Subordo II. Notorhizae.

Keimblätter flach. Würzelchen dem Rücken eines der Keimblätter aufliegend. || o.

Tribus 7. *Sisymbrieae.*

Frucht eine aufspringende Schote.
Malcomia, Hesperis, Sisymbrium, Alliaria, Erysimum, Leptaleum, Stanleya.

Tribus 8. *Camilineae.*

Frucht ein Schötchen mit breiter Scheidewand.
Stenopetalum, Camelina, Eudema, Neslia.

Tribus 9. *Lepidineae.*

Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand.
Senebiera, Lepidium, Bivonaea, Eunomia, Aethionema.

Tribus 10. *Isatideae.*

Frucht ein nicht aufspringendes, nicht quer gegliedertes Nüßchen.
Tauscheria, Isatis, Myagrum, Sobolewskia.

Tribus 11. *Anchonieae.*

Frucht quer in einsamige Glieder zerfallend.
Goldbachia, Anchonium, Sterigma.

Subordo III. Orthoploceae.

Keimblätter der Länge nach rinnig gefaltet, das Würzelchen in der Rinne liegend. <<o.

Tribus 12. *Brassiceae.*

Frucht eine aufspringende Schote.
Brassica, Sinapis, Moricandia, Diplotaxis, Eruca.

Tribus 13. *Velleae.*

Frucht ein aufspringendes Schötchen mit breiter Scheidewand.
Vella, Boleum, Carrichtera, Succowia.

Tribus 14. *Psychineae.*

Frucht ein aufspringendes Schötchen mit schmaler Scheidewand.
Schouwia, Psychine.

Tribus 15. *Zilleae.*

Frucht ein nicht quer gegliedertes, nicht aufspringendes Nüßchen.
Zilla, Muricaria, Calepina.

Tribus 16. *Raphaneae.*

Frucht quer in ein- oder wenigsamige Fächer geteilt und meist in Teilfrüchtchen zerfallend.
Crambe, Didesmus, Enarthrocarpus, Raphanus.

Subordo IV. Spirolobeae.

Keimblätter spiralig eingerollt. || || o.

Tribus 17. *Buniadeae.*

Frucht ein 2—4fächeriges Nüßchen.
Bunias.

Tribus 18. *Erucarieae.*

Frucht zweigliedrig.
Erucaria.

Subordo V. Diplecolobeae.

Keimblätter doppelt quer eingefaltet. || || || o.

Tribus 19. *Heliophileae.*

Frucht eine Schote oder ein Schötchen mit flachen Klappen.
Chamira, Heliophila.

Tribus 20. *Subularieae.*

Frucht ein Schötchen mit konvexen Klappen, Griffel fehlend.
Subularia.

Tribus 21. *Brachycarpeae.*

Frucht ein zweiknotiges Schötchen mit sehr schmaler Scheidewand, Griffel vorhanden, kurz.
Brachycarpaea.

De Candolle wollte ein natürliches System der Cruciferen schaffen, sein System ist aber ein rein künstliches, auf einseitiger Anwendung gewisser Merkmale aufgebautes geworden, in welches sich auch fast alle noch neu zu entdeckenden Cruciferen-Genera voraussichtlich mühelos einreihen ließen. Weder der Lage des Würzelchens zum Keimling, noch der Fruchtform, wenigstens von den von De Candolle eingenommenen Gesichtspunkten aus betrachtet, kommt ein so hoher systematischer Wert zu, wie es der Schöpfer dieses Systems annahm. Und trotz alledem müssen wir zugestehen, daß das De Candollesche Cruciferen-System eines der besten ist, das bisher aufgestellt wurde. Seine Stärke liegt vor allem darin, daß die den Samen entnommenen Merkmale den auf die Fruchtform aufgebauten vorangestellt werden. Und wenn diese Merkmale uns auch vielfach im Stich lassen, sind einzelne der darauf begründeten Gruppen sehr natürliche, so die Subordo der *Orthoploceae,* die Tribus der *Heliophileae* und *Alysseae.* Die *Arabideae* hingegen enthalten ein Gemisch von den verschiedenartigsten Verwandtschaftskreisen angehörigen Arten.

De Candolles System erfuhr späterhin mannigfache Modifikationen. Besonders war es der Umstand, daß zwischen pleurorhizer und notorhizer Keimlingslage Übergänge vorkommen, als auch bei einigen Arten notorhize neben pleurorhizen Samen sich finden, weshalb diese beiden Abteilungen in eine zusammengezogen wurden. Die noch viel widernatürlichere Einteilung in *Siliquosae, Siliculosae, Nucamentosae* und *Lomentaceae* wurde hingegen bis in die jüngste Zeit vielfach beibehalten.

Grenier und Godron. Die Autoren der Flore de France (Grenier et Gedron 1) stellten wieder das Verhältnis der Fruchtlänge zur Breite in den Vordergrund, berücksichtigen ferner die vorhandene oder fehlende Quergliederung der Frucht, während der Umstand, ob die Frucht aufspringt oder nicht, ganz außer acht gelassen wird, was vielleicht als Fortschritt bezeichnet werden kann. In zweiter Linie wird wieder die Lage des Würzelchens zu den Keimblättern und die Faltung der letzteren berücksichtigt, doch werden De Candolles Gruppen der *Notorhizae* und *Pleurorhizae* in eine einzige, die *Platylobae*, zusammengezogen. Das System Greniers und Godrons, in dem natürlich nur die in Frankreich heimischen Genera berücksichtigt sind, ist folgendes:

§ I. Siliqueuses.

A. Articulées.

1. Raphanées: Keimling orthoploc.
Raphanus.

B. Non articulées.

2. Brassicées: Keimling orthoploc.
Sinapis, Eruca, Brassica, Hirschfeldia, Diplotaxis, Moricandia.

3. Cheiranthées: Keimling platylob.
Hesperis, Malcolmia, Matthiola, Cheiranthus, Erysimum, Barbarea, Sisymbrium, Hugueninia, Nasturtium, Arabis, Cardamine, Dentaria.

§ 2. Siliculeuses.

A. Non articulées.

a) Latiseptae.

4. Alyssées: Keimling platylob.
Lunaria, Farsetia, Vesicaria, Alyssum, Clypeola, Peltaria, Draba, Roripa, Cochlearia, Kernera, Myagrum, Camelina, Neslia.

5. Calepinées: Keimling orthoploc.
Calepina.

β) Angustiseptae.

7. Iberidées: Keimling platylob.
Isatis, Biscutella, Iberis, Teesdalea, Aethionema, Thlaspi, Hutchinsia, Lepidium.

8. Senebierées: Keimling diplecolob.
Senebiera.

B. Articulées.

9. Cakilinées: Keimling platylob.
Cakile.

10. Rapistrées: Keimling orthoploc.
Morisia, Rapistrum, Crambe.

Das System von Grenier und Godron weist einige bemerkenswerte Details auf. Vor allem ist das Abtrennen der gliederfrüchtigen Arten von den übrigen bemerkenswert, wodurch insbesondere *Cakile* in die Nähe der Rapistreen gebracht wird; ferner das Zusammenziehen der dehiscenten und nicht dehiscenten Siliculosen in eine Gruppe, was gewiß als Fortschritt bezeichnet werden muß. Ein Fehler aber war das Voranstellen der der Frucht entnommenen Merkmale vor die dem Samenbau entnommenen, wodurch die schon von De Candolle geschaffene natürliche Gruppe der Orthoplocées zerrissen wird.

Bentham und Hooker. In ähnlicher Weise wie durch Grenier und Godron wurde auch durch Bentham und Hooker das De Candollesche System modifiziert. Auch sie stellen die Fruchtform in den Vordergrund und beachten die Lagerung des Keimlings erst in zweiter Linie, ohne jedoch die Vereinigung von *Pleurorhizaè* und *Notorhizae* nach dem Vorgange von Decaisne und Grenier-Godron durchzuführen. Das System Bentham und Hookers ist folgendes:

A. Frucht eine der Länge nach aufspringende Schote oder ein Schötchen mit breiter Scheidewand.

Tribus 1. *Arabideae.*

Frucht eine Schote, Keimling pleurorhiz. Samen einreihig.

Matthiola, Diptychocarpus, Parrya, Citharolema, Cheiranthus, Atelanthera, Nasturtium, Barbarea, Arabis, Dryopetalum, Macropodium, Streptanthus, Thelypodium, Caulanthus, Cardamine, Loxostemon, Jodanthus, Leavenvorthia, Morettia, Andrzeiowskia, Notoceras, Parolinia, Diceratella, Lonchophora, Anastatica.

Tribus 2. *Alysseae.*

Frucht ein Schötchen. Keimling pleurorhiz. Samen zweireihig.

Lunaria, Selenia, Ricotia, Farsetia, Platyspermum, Graellsia, Buchingera, Aubrietia, Vesicaria, Coluteocarpus, Alyssum, Alyssopsis, Heterodraba, Draba, Erophila, Odontocyclus?, Stenonema?, Cochlearia, Pringlea.

Tribus 3. *Sisymbrieae.*

Frucht eine Schote. Keimling notorhiz, spirolob oder diplecolob. Samen meist einreihig.

Tetracme, Schizopetalum, Hesperis (incl. *Chalcanthus*), *Malcolnia, Dontostemon, Lepidostemon?, Streptoloma, Sisymbrium, Eutrema, Conringia, Porphyrocedon, Smelowskia, Erysimum, Zerdana, Greggia, Syrenia, Christolea, Stanleya, Warea, Heliophila, Chamira.*

Tribus 4. *Camelineae.*

Frucht ein Schötchen. Keimling rückenwurzelig. Samen zweireihig.

Mathewsia, Leptaleum, Ammosperma, Blennodia, Stenopetalum, Tropidocarpon. Braya, Geococcus, Camelina, Sphaerocardium, Tetrapoma?, Menkea, Subularia.

Tribus 5. *Brassiceae.*

Keimling orthoploc.

Brassica (incl. *Sinapis* und *Hirschfeldia*), *Diplotaxis*, *Eruca*, *Euzomodendron*, *Savignya*, *Moricandia*, *Orychophragmus*, *Henophyton*, *Vella*, *Carrichtera*, *Succowia*.

B. Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand.

Tribus 6. *Lepidiineae.*

Keimling rückenwurzelig, eingerollt oder doppelt geknickt.

Pachyclada, *Capsella*, *Mancoa*, *Noccaea*, *Jonopsidium*, *Senebiera*, *Brachycarpaea*, *Lachnocapsa*, *Lepidium*, *Hymenophysa*, *Stroganowia*, *Physalidium*, *Bivonaea*, *Aethionema*, *Campyloptera*, *Eunomia*, *Dilophia*, *Stubendorffia*, *Schouwea*, *Psychine*, *Notohaspi*, *Hexaptera*, *Menonvillea*, *Decaptera*.

Tribus 7. *Thlaspideae.*

Keimling seitenwurzelig.

Cremolobus, *Didymophysa*, *Biscutella*, *Heldreichia*, *Megacarpaea*, *Brossardia*, *Thlaspi*, *Ninaea*, *Iberis*, *Teesdalea*, *Redovskia?*, *Hutchinsia*, *Winklera*, *Iberidella*, *Lyrocarpa*, *Synthlipsis*.

C. Frucht ein ungegliedertes, nicht aufspringendes Schötchen oder ein Nüßchen.

Tribus 8. *Isatideae.*

Peltaria, *Tschihatschewia*, *Clypeola*, *Thysanocarpus*, *Athysanus*, *Moriera*, *Isatis*, *Pachypterygium*, *Tauscheria*, *Dipterygium*, *Tetrapterygium*, *Boreava*, *Neslia*, *Sobolewskia*, *Spirorrhynchus*, *Palmstruckia*, *Texiera*, *Calepina*, *Schimpera*, *Myagrum*, *Pugionium*, *Octoceras*, *Euclidium*, *Ochtodium*, *Bunias*, *Pyramidium*, *Boleum*, *Lachnolema*, *Cycloptychis*, *Zilla*.

D. Frucht quer gegliedert.

Tribus 9. *Cakilineae.*

Crambe, *Muricaria*, *Rapistrum*, *Ceratocnemum*, *Cakile*, *Enarthrocarpus*, *Hemicrambe*, *Erucaria*, *Guiroa*, *Fortuynia*, *Physorrhynchus*, *Morisia*.

E. Frucht eine ungegliederte, nicht aufspringende Schote.

Tribus 10. *Raphaneae.*

Raphanus, *Raffenaldia*, *Cryptospora*, *Anchonium*, *Goldbachia*, *Parlatoria*, *Chorispora*, *Sterigma*, *Carponema*.

Obwohl seit De Candolles Zeiten die Zahl der bekannten Cruciferen-Genera ganz außerordentlich gestiegen war und Bentham und Hooker infolgedessen einen weit besseren Überblick über die Formenreihen dieser Familie hatten, kann ihr System keineswegs als ein Fortschritt gegenüber dem De Candolleschen bezeichnet werden. Die Vereinigung der latisepten Siliculosen und die Gegenüberstellung der Angustisepten ist gewiß natürlich, hingegen ist die Voranstellung der der Frucht entnommenen Merkmale vor den auf die Embryolage aufgebauten ein Nachteil, da da-

durch die natürliche Gruppe der *Orthoploceae* wieder zerrissen wird. Auch die Vereinigung der diplecoloben und spiroloben Genera mit den Notorhizen war kein glücklicher Gedanke, weil dadurch die schon von De Candolle mit gutem Takt abgetrennte Gruppe der *Heliophileae* wieder mit den *Sisymbrieae* vereinigt wird. Speziell die Tribus der *Sisymbrieae* und *Isatideae* sind ganz unnatürliche Zusammenhäufungen von den verschiedenartigsten Verwandtschaftskreisen angehörigen Gattungen.

Maout und Decaisne. In ähnlicher Weise wie Grenier und Godron haben auch Maout und Decaisne (1) die Candolleschen Gruppen der *Notorhizae* und *Pleurorhizae* in eine einzige, die *Platylobeae*, vereint. Im übrigen treten bei ihnen die dem Fruchtbau entnommenen Merkmale fast ganz in den Hintergrund. Sie stellen folgendes System auf:

Tribus I. *Orthoploceae* DC.

Sinapsis, *Eruca*, *Brassica*, *Hirschfeldia*, *Erucastrum*, *Diplotaxis*, *Vella*, *Moricandia*, *Calepina*, *Crambe*, *Morisia*, *Rapistrum*, *Enarthrocarpus*, *Raphanus*, *Raphanistrum*.

Tribus II. *Platylobeae*.

Siliqueuses: *Hesperis*, *Malcolmia*, *Cheiranthus*, *Matthiola*, *Erysimum*, *Barbarea*, *Sisymbrium*, *Alliaria*, *Nasturtium*, *Arabis*, *Cardamine*, *Dentaria*.

Siliculeuses: *Lunaria*, *Farsetia*, *Aubrietia*, *Vesicaria*, *Alyssum*, *Clypeola*, *Peltaria*, *Draba*, *Erophila*, *Armoracia*, *Cochlearia*, *Tetrapoma*, *Neslia*, *Myagrum*, *Camelina*, *Biscutella*, *Megacarpaea*, *Lepidium*, *Hutchinsia*, *Iberis*, *Teesdalea*, *Aethionema*, *Thlaspi*, *Capsella*, *Cakile*, *Isatis*, *Anastatica*.

Tribus III. *Spirolobeae*.

Bunias, *Schizopetalum*.

Tribus IV: *Diplecolobeae* DC.

Coronopus, *Subularia*, *Heliophila*.

Mit Ausnahme der siliculosen *Platylobeae* können diese Gruppen als nicht ganz unnatürlich bezeichnet werden.

Fournier. Eins der besten Cruciferensysteme, das bisher aufgestellt wurde, verdanken wir Fournier, dem Monographen der Gattung *Sisymbrium*. Daß sein System keine weitere Anerkennung und Verbreitung fand, mag wohl seinen Grund darin haben, daß er sein System nicht genügend vertieft und ausgebaut und weder seine Tribus genügend charakterisiert noch die dazugehörigen Gattungen genannt hat. Er stellt folgendes System auf:

Subordo I. *Platylobeae* Dec. et Maout.

Series A. *Siliquosae*.

Trib. 1. *Sisymbrieae* DC.
Trib. 2. *Arabideae* DC. (incl. *Anastaticeae* DC.).

Series B. *Latiseptae.*
Trib. 3. *Alyssineae* DC. Trib. 4. *Camelineae.*
Series C. *Angustiseptae.*
Trib. 5. *Thlaspideae.* Trib. 6. *Lepidineae.*
Series D. *Nucamentaceae.*
Trib. 7. *Euclidieae* DC. Trib. 8. *Isatideae* DC.
Series E. *Lomentaceae* DC.
Trib. 9. *Cakilineae* DC. Trib. 10. *Anchonieae* DC.

Subordo II. *Orthoploceae* DC.

Series A. *Siliquosae.*
Trib. 11. *Brassiceae.*
Series B. *Latiseptae.*
Trib. 12. *Velleae* DC.
Series C. *Angustiseptae.*
Trib. 13. *Psychineae* DC.
Series D. *Nucamentaceae.*
Trib. 14. *Zilleae* DC.
Series E. *Lomentaceae.*
Trib. 15. *Fortuynieae* Boiss. Trib. 16. *Raphaneae* DC.

Subordo III. *Streptolobeae.*

Series A. *Siliquosae.*
Trib. 17. *Schizopetaleae* Born. Trib. 18. *Heliophileae* DC.
Series B. *Latiseptae.*
Trib. 19. *Stroganowieae.* Trib. 20. *Subularieae.*
Series C. *Angustiseptae.*
Trib. 21. *Brachycarpeae* DC.
Series D. *Nucamentaceae.*
Trib. 22. *Buniadeae* DC.
Series E. *Lomentariae.*
Trib. 23. *Erucarieae* DC.

Mit fein kritischem Blick hat es Fournier verstanden, die bisher zur Abgrenzung der Unterfamilien und Tribus verwendeten Familien benutzten Merkmale bezüglich ihres systematischen Wertes richtig zu beurteilen. So vereinigte er De Candolles Unterordnungen der *Pleurorhizae* und *Notorhizae* nach dem Beispiele von Grenier, Godron, Decaisne und Maout zur Unterordung der Platylobees, verwendete aber das Merkmal der seitlichen oder dorsalen Lage des Wurzelchens wieder zur Unterscheidung einzelner Tribus, und ähnlich verfuhr er mit den Gruppen der *Streptolobeae* und *Spirolobeae.* Seine Tribus enthalten fast durchweg nur wirklich nah verwandte Genera; seine Unterordnung der *Orthoploceae* ist eine vollkommen natürliche Gruppe. Soweit es mit Hilfe der von ihm gebrauchten Merkmale, die ja dieselben sind, deren sich auch alle seine Vorgänger bedient haben, und bei der damals allgemein üblichen strikten Konsequenz in der Anwendung derselben, die keine Ausnahmen kennt, möglich ist, hat er ein System geschaffen,

das zum erstenmale den verwandtschaftlichen Beziehungen tatsächlich in ziemlich weitgehendem Maße Rechnung trägt. Daß sein System nicht allen Anforderungen entspricht, die an dasselbe gestellt werden können, ist bei dem oben erwähnten Standpunkte selbstverständlich; eine wahrhaft natürliche Systematik kann nicht durch einseitige Anwendung zweier Merkmalgruppen zustande kommen.

Boissier. Nicht uninteressant ist auch der Versuch Boissiers (1), die orientalischen Cruciferengenera, die ja die weitaus größte Mehrzahl aller Gattungen der Familie darstellen, zu gruppieren. Auch Boissiers System stützt sich auf das von De Candolle, durch andere Bewertung der einzelnen Merkmale und Einführung neuer, auf die Fruchtbildung bezüglicher gelangt er aber doch zu einer stark abweichenden Gruppierung, wie folgt:

Subordo I. Platylobeae.

Series A.

Frucht zweiklappig oder unregelmäßig zerfallend.

Subseries A. *Latiseptae.*

a. Klappen ohne Fortsatz an der Spitze.

§ 1. *Siliquosae.*

* *Pleurorhizae.*

† Schote nicht aufspringend.

Chorispora, Diptychocarpus, Morettia.

†† Schote aufspringend.

Matthiola, Eremobium, Farsetia, Parrya, Cardamine, Dentaria, Arabis, Nasturtium, Alyssopsis, Barbarea, Cheiranthus.

** *Notorhizae.*

† Schote aufspringend.

Erysimum, Syrenia, Conringia, Chalcanthus, Alliaria, Sisymbrium, Malcolmia, Hesperis, Nasturtiopsis, Streptoloma, Citharolema, Zerdana.

†† Schote nicht aufspringend.

Anchonium, Sterigma, Leptaleum, Goldbachia, Parlatoria, Sobolewskia.

§ 2. *Siliculosae.*

* *Pleurorhizae.*

† Schötchen aufspringend.

Cochlearia, Aubrietia, Ricotia, Lunaria, Fibigia, Physoptychis, Clastopus, Vesicaria, Alyssum, Ptilotrichum, Koniga, Berteroa, Schivereckia, Draba, Erophila, Petrocallis, Buchingera.

†† Schötchen nicht aufspringend.

Coluteocarpus, Graellsia, Peltaria, Clypeola, Tchihatchewia.

** *Notorhizae.*

Camelina, Chrysochamela.

b. Klappen an der Spitze mit einem Fortsatz.

* *Pleurorhizae.*

Notoceras, Diceratella, Anastatica.

** *Notorhizae.*

Tetracme.

Subseries B. *Angustiseptae.*

* *Pleurorhizae.*

Didymophysa, Physalidium, Heldreichia, Megacarpaea, Biscutella, Thlaspi, Carpoceras, Iberis, Brossardia, Chartoloma, Crenularia, Moriera, Teesdalia.

** *Notorhizae.*

Hutchinsia, Capsella, Aethionema, Lepidium, Hymenophysa, Senebiera, Andreoskia, Syrenopsis.

Series B. Frucht zweigliederig.

* *Pleurorhizae.*

Cakile.

** *Notorhizae.*

Erucaria, Hussonia.

Series C. Frucht ein Nüßchen.

I. Frucht vierfächerig.

Pyramidium.

II. Frucht zweifächerig.

* *Pleurorhizae.*

Euclidium.

** *Notorhizae.*

Lachnolema, Ochtodium, Octoceras.

III. Frucht einfächerig.

Myagrum, Neslia, Tauscheria, Boreava, Texiera, Pachypterygium Sameraria, Isatis, Schimpera, Spirochynchus.

Subordo II. Orthoploceae.

Series A. Frucht zweiklappig, nicht quergegliedert.

Subseries I. *Latiseptae.*

§ 1. *Siliquosae.*

Moricandia, Diplotaxis, Erucastrum, Hirschfeldia, Brassica, Sinapis, Eruca.

§ 2. *Siliculosae.*

Savignya, Carrichtera.

Subseries II. *Angustiseptae.*

Schouwea.

Series B. Frucht zweigliederig.

Enarthrocarpus, Raphanus, Fortuynia, Physorhynchus, Rapistrum, Crambe.

Series C. Frucht ein Nüßchen.

Zilla, Calepina.

Subordo III. Spirolobeae.

Bunias.

Wie man sieht, zeigt das Boissiersche System viele gemeinsame Züge mit dem Fourniers. Speziell die Benutzung der der Gestalt und Lagerung der Keimblätter entnommenen Merkmale, die Vereinigung der *Notorhizae* und *Pleurorhizae* als *Platylobae* ist beiden Systemen gemeinsam. Neu ist die Zuweisung der zwar siliquosen, aber angustisepten Gattung *Andreoskia* zu den *Angustiseptae*, wo sie ihren viel natürlicheren Platz findet als bei den Arabideen, und die Ausscheidung der mit Fortsätzen oder Anhängseln an der Spitze der Fruchtklappen versehenen Gattungen *Notoceras, Diceratella, Anastatica* und *Tetracme* aus den übrigen Siliquosen. Im allgemeinen gilt von Boissiers System dasselbe, was von dem Fourniers gesagt wurde.

Baillon. Ausgehend von der Erkenntnis, daß die Gestalt der Frucht weniger der individuellen Variation unterlegen sei, als das Verhältnis des Wurzelchens zu den Keimblättern, schuf Baillon (1) ein System, das viel Ähnlichkeit mit dem von Bentham und Hooker und auch naturgemäß dessen Nachteile zeigt. Er unterscheidet

a. *Crucifères hypogynes.*

1. Cheirantheae.

Frucht eine der Länge nach aufspringende Schote.

a. *Arabidineae.*

Keimling meist pleurorhiz.

Cheiranthus, Atelanthera, Nasturtium, Barbarea, Arabis, Streptanthus, Cardamine, Dryopetalum, Macropodium, Leavenworthia, Loxostemon?, Morettia, Notoceras, Andrzeiowskia?, Parolinia, Parrya, Citharolema, Matthiola, Lonchophora, Anastatica?.

b. *Sisymbriineae.*

Keimling meist notorhiz.

Sisymbrium, Conringia, Erisimum, Porphyrocodon?, Smelowskia, Zerdana, Christolea, Greggia, Syrenia, Pachypodium, Stanleya, Warea, Streptoloma, Dontostemon, Lepidostemon?, Malcolmia, Hesperis, Tetracme, Schizopetalum, Heliophila, Chamira.

c. *Brassicinae.*

Keimling meist orthoploc.

Brassica, Eruca, Savignya, Euzomodendron, Henophyton, Moricandia, Orychophragmus.

2. Raphaneae.

Frucht verlängert, weder aufspringend noch quer gegliedert.

Raphanus, Cryptospora, Anchonium, Rafenaldia?, Parlatoria, Goldbachia?, Chorispora, Sterigma, Carponema?.

3. Cakileae.

Frucht verlängert oder kurz, quergegliedert.

Cakile, Enarthrocarpus, Rapistrum, Muricaria, Crambe, Hemicrambe?, Physorhynchus, Fortuynia, Erucaria, Morisia?.

4. Isatideae.

Frucht ein ungegliedertes, nicht aufspringendes Schötchen.

Isatis, Pachypterygium, Dipterygium, Tauscheria, Moriera, Clypeola, Thysanocarpus, Peltaria, Tchihatchewia, Tetrapterygium, Boreava, Calepina, Texiera, Schimpera, Myagrum, Sobolewskia, Spirorhynchus, Neslia, Palmstruckia?, Euclidium, Ochthodium, Zilla, Cycloptychis, Boleum?, Lachnoloma?, Bunias, Pyramidium, Octoceras, Pugionium?.

5. Lunarieae.

Frucht ein parallel zur Scheidewand zusammengedrücktes aufspringendes Schötchen.

a. *Alyssineae.*

Keimling meist pleurorhiz.

Lunaria, Farsetia, Selenia, Platyspermum, Alyssum, Alyssopsis?, Draba, Stenonema?, Odontocyclus?, Cochlearia, Pringlea?, Vesicaria, Coluteocarpus, Aubrietia, Graellsia, Buchingera.

b. *Camelineae.*

Keimling meist notorhiz.

Camelina, Menkea, Sphaerocardamum?, Geococcus, Stenopetalum, Tropidocarpon, Blennodia?, Mathewsia, Ammosperma, Leptaleum.

c. *Succoviinae.*

Keimling meist orthoploc.

Succovia, Pachycladon?, Vella, Carrichtera.

6. Thlaspideae.

Frucht ein senkrecht zur Scheidewand zusammengedrücktes aufspringendes Schötchen.

a. *Iberidineae.*

Keimling meist pleurorhiz.

Thlaspi, Iberis, Teesdalea, Iberidella, Hutchinsia, Redowskia?, Synthlipsis, Lyrocarpa, Biscutella, Brossardia, Heldreichia, Megacarpaea, Cremolobus, Didymophysa.

b. *Lepidineae.*

Keimling meist notorhiz.

Lepidium, Hymenophysa, Brachycarpaea, Physalidium?, Stroganowia, Coronopus, Jonopsidium, Noccaea, Capsella, Mancoa, Notothlaspi?, Schouwia, Psychine, Dilophia, Stubendorfia?, Eunomia, Aethionema, Bivonaea, Campyloptera, Menonvillea, Hexaptera, Decaptera.

b. *Crucifères périgynes.*

7. Subularieae.

Frucht ein gedunsenes Schötchen.
Subularia.

Die wichtigste Neuerung in Baillons System ist die Sonderstellung der hochgradig abgeleiteten Gattung *Subularia.* Im übrigen ist nur seine Gruppe der *Cakilineae* als eine halbwegs natürliche zu bezeichnen, alle übrigen umfassen stets zahlreiche unzusammengehörige Genera.

Wettstein. Durch die Beobachtung eines Bastardes zwischen *Cheiranthus Cheiri* und *Erysimum pannonicum* sah sich Wettstein (1) veranlaßt, das Verhältnis der Genera *Cheiranthus* und *Erysimum*, sowie das den Gruppen der *Notorhizae* und *Pleurorhizae* zueinander eingehender zu studieren und gelangte hierbei zu dem Resultate, daß die Gattungen *Erysimum* und *Cheiranthus* überhaupt zu vereinigen seien, sowie daß die Gruppen der *Notorhizae* und *Pleurorhizae* so zahlreiche Übergänge zueinander aufweisen, daß die Aufrechterhaltung derselben als selbständige Gruppen untunlich sei. Er schlägt demnach folgende Modifikation des Bentham-Hookerschen System vor:

Series A. Frucht eine der Länge aufspringende Schote oder ein Schötchen mit breiter Scheidewand.

Tribus 1. *Arabideae.*

(Umfaßt die Sektionen De Candolles: *Arabideae, Sisymbrieae, Heliophileae, Anastaticeae;* die Tribus Bentham-Hookers: *Arabideae, Sisymbrieae.)*

Andrzeiowskia, Notoceras, Parolinia, Diceratella, Lonchophora, Anastatica, Tetracme, Schizopetalum, Hesperis (= Hesperis + Matthiola), Malcolmia, Diptychocarpus, Parreya, Citharolema, Macropodium, Stanleya, Warea, Thelypodium, Dontostemon, Lepidostemon, Streptoloma, Atelanthera, Erysimum, Syrenia, Greggia, Christolea, Zerdana, Conringia, Smelowskia, Eutrema, Sisymbrium, Porphyrocodon, Caulanthus, Cardamine, Nasturtium, Barbarea, Arabis, Dryopetalum, Streptanthus, Loxostemon, Jodanthus, Leavenworthia, Morettia, Heliophila, Chamira.

Tribus 2. *Alyssineae.*

(Umfaßt De Candolles Sektionen *Alyssineae, Camelineae, Subularieae,* Bentham-Hookers Tribus *Alyssineae, Camelineae.)*

Tribus 3. *Brassiceae* Benth.-Hook.

Umfaßt De Candolles Sektionen *Brassiceae, Velleae.*

Series B. Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand.

Tribus 4. *Thlaspideae.*

(Umfaßt De Candolles Sektionen *Thlaspideae, Lepidineae, Brachycarpeae,* Bentham-Hookers Tribus *Thlaspideae, Lepidineae* (excl. *Schouwia, Psychine.)*

Tribus 5. *Psychineae.*

Series C. Frucht ein ungegliedertes, nicht aufspringendes Schötchen.

Tribus 6. *Isatideae* Benth.-Hook.

Umfaßt De Candolles Sektionen *Euclidieae*, *Isatideae*, *Zilleae* (excl. *Muricaria)*, *Buniadeae.*

Series D. Frucht quergegliedert.

Tribus 7. *Cakilineae* Benth.-Hook.

Umfaßt De Candolles Sektionen *Cakilineae* (excl. *Chorispora)*, *Erucarieae*, *Raphaneae* (excl. *Raphanus*) und die Gattung *Muricaria.*

Tribus 8. *Raphaneae* Benth.-Hook.

Umfaßt De Candolles Sektion *Anchonieae* und die Gattungen *Raphanus* und *Chorispora.*

Gegenüber dem System Bentham und Hookers stellt Wettsteins System gewiß einen Fortschritt dar, da dadurch manche weit auseinandergerissene Gattungen wieder einander genähert werden.

Beck von Managetta. Für die niederösterreichischen Cruciferengenera hat Beck von Managetta (1, 2) eine neue Anordnung in Vorschlag gebracht, in der auch die dem Fruchtbau entlehnten Merkmale stark in den Vordergrund gestellt werden. Sein System ist folgendes:

I. Disseminantes.

Früchte bei gleichzeitiger Öffnung die Samen ausstreuend.

A. Latiseptae.

a. *Pleurorhizae.*

Tribus 1. *Arabideae.*

Cardamine, Dentaria, Arabis, Barbarea, Turritis, Nasturtium.

Tribus 2. *Alysseae.*

Lunaria, Cochlearia, Alyssum, Berteroa, Draba, Erophila, Petrocallis, Kernera.

b. *Notorhizae.*

Tribus 3. *Sisymbrieae.*

Hesperis, Malcolmia, Chamaeplium, Sisymbrium, Alliaria, Gonolobium, Erysimum (incl. *Conringia orientalis* und *Stenophragma)*.

Tribus 4. *Camelineae.*

Camelina.

c. *Orthoploceae.*

Tribus 5. *Brassiceae.*

Brassica (incl. *Erucastrum)*, *Sinapsis, Diplotaxis, Eruca.*

B. **Angustiseptae.**

a. *Pleurorhizae.*

Tribus 6. *Thlaspideae.*

Thlaspi, Iberis, Teesdalea.

b. *Notorhizae.*

Tribus 7. *Lepidieae.*

Capsella, Lepidium, Cardamon, Aethionema.

II. **Nucamentosae.**

Same von Teilen der Frucht umgeben und mit diesen abfällig, oder die ganze Frucht geschlossen bleibend.

A. **Latiseptae.**

a. *Pleurorhizae.*

Tribus 8. *Peltarieae.*

Peltaria, Soria (= Euclidium).

b. *Notorhizae.*

Tribus 9. *Nesleae.*

Neslia.

c. *Orthoploceae.*

Tribus 10. *Raphaneae.*

Rapistrum, Raphanus.

B. **Angustiseptae.**

a. *Pleurorhizae.*

Tribus 11. *Biscutelleae.*

Biscutellea.

b. *Notorhizae.*

Tribus 12. *Isatideae.*

Bunias, Myagrum, Coronopus, Isatis.

Beck ging von der richtigen Ansicht aus, daß die mit sich öffnenden Schoten versehenen Gattungen die ursprünglicheren, die mit Schließfrüchten versehenen abgeleitete seien. Durch Voranstellung dieses Merkmals aber kommen die ursprünglicheren Formen sämtlicher Verwandtschaftskreise in seine Gruppe I: *Disseminantes*, sämtliche abgeleitete in die Gruppe II: *Nucamentosae*, wodurch die natürlichen Verwandtschaftsgruppen gewaltsam auseinandergerissen werden, so *Neslia* von *Camelina*, *Raphanus* von *Brassica*, *Biscutella* von *Lepidium*.

Pomel. Ziemlich wesentlich wurde De Candolles System durch Pomel (1) abgeändert. Auch Pomel stellt die dem Samenbau entnommenen Merkmale in den Vordergrund. De Candolles Gruppe der Orthoplicées bleibt unverändert beibehalten. Eine

zweite Gruppe bilden die Pleuroplocées, worunter er die *Spirolobeae* und *Diplecolobeae* vereint und noch jene Arten zugezogen werden, bei denen der Keimling über der Ursprungsstelle der Kotyledonen quergeknickt ist, statt an der Ursprungsstelle, wie bei den *Notorhizae* und *Pleurorhizae.* Die beiden letztgenannten Gruppen vereinigt Pomel gleich einigen seiner Vorgänger unter dem Namen der Platylobées, scheidet aber aus dieser Gruppe die erwähnten Formen, bei denen die Keimblätter selbst quergeknickt sind, aus. Er unterscheidet

I. Sous-ordre des Orthoplocées.

Tribu des Brassicées.

Schote oder Schötchen aufspringend, in den samentragenden Schnabel übergehend.

1. Sektion: Savignyées.

Schote oder Schötchen flach, Samen stark zusammengedrückt und breit geflügelt.

Henophyton, Euzomodendron, Savignya.

2. Sektion: Vellées.

Schötchen gedunsen, fast kugelig, mit breiter Scheidewand, Samen kugelig oder eiförmig, ungeflügelt.

Schouwia, Psychine, Succowia, Boleum, Carrichtera, Vella, Myagrum?.

3. Sektion: Erucastrées.

Schote; Samen eiförmig oder kugelig.

Eruca, Moricandia, Orycophragmus, Ammospora?, Pendulina, Diplotaxis, Brassicaria, Nasturtiops, Melanosinapis, Leucosinapis, Erucastrum, Brassica, Sinapis, Reboudia, Hirschfeldia, Rhynchozomum.

Tribu des Raphanistrées.

Schnabel mehrsamig, gegliedert, einer kurzen oder rudimentären Schote aufsitzend.

Enarthrocarpus, Hemicrambe, Physorynchus, Raphanistrum, Raffenaldia, Raphanus.

Tribu des Rapistrées.

Schnabel einsamig, einer langen oder kurzen nicht aufspringenden oder selbst zu einem Stielteil reduzierten Schote aufsitzend.

1. Sektion: Morisiées.

Stielteil der Frucht eine Schote.

Morisia, Cordylocarpus, Rapistrella.

2. Sektion: Zillées.

Stielteil der Frucht ein einsamiges oder atrophiertes Schötchen.

Otocarpus, Guiraoa, Ceratocnemum, Rapistrum, Didiscus, Kremeria, Crambe, Muricaria, Zilla, Tetrapterygium, Texiera, Boreava, Schimpera, Fortuynia, Calepina.

II. Sous-ordre des Platylobées.

Tribu des Sisymbriées.

Frucht eine Schote.
Sisymbrieae und *Arabideae* DC. excl. *Dentaria.*

Tribu des Alyssinées.

Frucht ein Schötchen mit breiter Scheidewand.
Alyssineae und *Camelineae* DC. excl. *Neslia.*

Tribu des Thlaspidées.

Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand.
Thlaspideae und *Lepidieae* DC. excl. *Lepidium.*

Tribu des Isatidées.

Frucht ein ungegliedertes Nüßchen.
Isatideae und *Euclidieae* DC. excl. *Euclidium.*

Tribu des Anchoniées.

Frucht quergegliedert.
Anchonieae und *Cakilineae* DC. excl. *Cakile.*

III. Sous-ordre Pleurcplocées.

Tribu des Heliophilées.

Frucht eine Schote.
Heliophila, Chamira, Carponema, Dentaria, Schizopetalum.

Tribu des Subulariées.

Frucht ein Schötchen mit breiter Scheidewand.
Subularia, Stroganowia, Selenocarpaea, Euclidium.

Tribu des Brachycarpées.

Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand.
Coronopus, Cardamon, Lepidium, Lepia, Cardaria, Brachycarpaea, Hymenophysa, Stubendorffia.

Tribu des Buniadées.

Frucht ein Nüßchen.
Bunias, Cycloptychis, Palmstruckia.

Tribu des Erucariées.

Frucht quer gegliedert.
Hussonia, Erucaria, Cakile.

Pomels Verdienst beruht in seinem eingehenden Studium der Brassiceen im weiteren Sinne, d. i. seiner Unterordnung der Orthoplocées, die jedenfalls eine sehr natürliche Gruppe darstellt, aber schon von De Candolle, Grenier-Godron, Fournier u. a. im ganz gleichen Umfange aufgestellt worden ist. Seine Gruppe der Platylobees entspricht im wesentlichen ebenfalls der gleichnamigen Gruppe bei Grenier-Godron und Decaisne und ent-

hält wie bei jenen neben zahlreichen nahe verwandten Gattungen auch ganz fremde Elemente. Ein unglücklicher Gedanke aber war die Aufstellung der Pleuroplocées in dem von Pomel angenommenen Umfange. Die Einbeziehung jener von den übrigen Autoren zu den Platylobeen gerechneten Gattungen, bei denen die Keimblätter etwas länger sind als das Würzelchen und deshalb die Knickungsstelle statt an der Insertionsstelle der Keimblätter über derselben gelegen ist, und die Keimblätter infolgedessen quer geknickt sind, in die Spirolobeen führt zu ganz widernatürlichen Zusammenstellungen. Eine Tribus, in der *Heliophila, Dentaria* und *Schizopetalum* nebeneinander stehen, ist unbedingt ein Unding und beweist nur, daß der Schöpfer dieser Gruppe von den wirklichen verwandschaftlichen Beziehungen dieser Genera gar keine Ahnung hatte.

Cosson. Da die größeren systematischen Einheiten De Candolles und Bentham-Hookers sich nicht als natürliche Gruppen bewährt hatten, teilte Cosson (1) die Cruciferen in 22 selbständige Tribus wie folgt:

1. *Arabideae.*

Frucht eine aufspringende Schote. Samen 1—2 reihig. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig.

a. *Euarabideae.*

Klappen an der Spitze ohne Anhängsel.

Matthiola, Lonchophora, Cheiranthus, Nasturtium, Barbarea, Arabis, Cardamine.

b. *Notocereae.*

Klappen an der Spitze mit einem Anhängsel.

Notoceras.

2. *Chorisporeae.*

Frucht eine nicht aufspringende oder in Glieder zerfallende Schote. Keimling seitenwurzelig.

Morettia.

3. *Sisymbrieae.*

Frucht eine aufspringende Schote. Keimling rückenwurzelig.

Malcolmia, Sisymbrium, Erysimum, Conringia, Ammosperma.

4. *Brassiceae.*

Frucht eine aufspringende Schote. Keimblätter längsgefaltet.

Moricandia, Henophyton, Diplotaxis, Erucastrum, Brassica, Sinapis, Eruca.

5. *Erucarieae.*

Frucht eine zweigliedrige Schote. Keimling rückenwurzelig oder spiralig eingerollt.

Reboudia, Erucaria.

6. *Raphaneae.*

Frucht eine quer in Glieder zerfallende Schote. Keimblätter längsgefaltet.

Enarthrocarpus, Hemicrambe, Raphanus, Cossonia.

7. *Alysseae.*

Frucht ein Schötchen mit breiter Scheidewand. Keimling seitenwurzelig.

Farsetia, Alyssum, Koniga, Draba, Erophila.

8. *Camelineae.*

Frucht ein Schötchen mit breiter Scheidewand. Keimling rückenwurzelig.

Camelina.

9. *Thlaspideae.*

Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand. Keimling seitenwurzelig.

Thlaspi, Teesdalea, Iberis.

10. *Lepidieae.*

Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand. Keimling rückenwurzelig.

Hutchinsia, Capsella, Jonopsidium, Bivonaea, Lepidium, Aethionenia.

11. *Clypeoleae.*

Frucht mit breiter Scheidewand, nicht aufspringend. Keimling seitenwurzelig.

Clypeola.

12. *Anastaticeae.*

Frucht ein Schötchen mit breiter Scheidewand, nur wenig aufspringend. Keimling seitenwurzelig.

Anastatica.

13. *Velleae.*

Frucht ein Schötchen mit breiter Scheidewand, nur wenig aufspringend. Keimblätter längsgefaltet.

Vella, Carrichtera, Succovia.

14. *Savignyeae.*

Frucht ein Schötchen mit breiter Scheidewand, zweiklappig aufspringend. Keimblätter längsgefaltet.

Savignya.

15. *Psychineae.*

Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand. Keimblätter längsgefaltet.

Psychine.

16. *Biscutelleae.*

Frucht ein nicht oder kaum aufspringendes Schötchen mit schmaler Scheidewand. Keimling seitenwurzelig.

Biscutella.

17. *Senebiereae.*

Frucht ein Schötchen mit schmaler Scheidewand. Keimling spiralig eingerollt.

Senebiera.

18. *Isatideae.*

Frucht ein geschlossen bleibendes Nüßchen. Keimling rückenwurzelig.

Isatis.

19. *Zilleae.*

Frucht ein geschlossen bleibendes Nüßchen. Keimblätter längsgefaltet.

Calepina, Zilla.

20. *Buniadeae.*

Frucht ein geschlossen bleibendes Nüßchen. Keimling spiralig eingerollt.

Bunias.

21. *Cakileae.*

Frucht ein zweigliedriges Schötchen. Keimling seitenwurzelig.

Cakile.

22. *Crambeae.*

Frucht ein zweigliedriges Schötchen. Keimblätter längsgefaltet.

Crambe, Kremeria, Muricaria, Rapistrum, Ceratocaemum, Otocarpus, Cordylocarpus.

Man kann im allgemeinen nicht sagen, daß Cossons Tribus unnatürlich wären bez. (mit wenigen Ausnahmen) unzusammenhängende Gattungen umfaßten, doch ist er in der Zersplitterung entschieden zu weit gegangen. Die Tribus 13—15 hätten z. B. ganz gut vereinigt werden können. Die Aneinanderreihung der Tribus ist weniger glücklich; die weite Trennung der *Biscutelleae* von den *Lepidieae* oder der *Crambeae* von den *Raphaneae* erscheint nicht natürlich.

Velenovsky. Auf Grund eines in der Systematik der Cruciferen wenig beachteten Merkmales, nämlich der Form der Honigdrüsen, hat Velenovsky ein allerdings nicht alle Genera umfassendes neues System der Cruciferen entworfen. Er unterscheidet:

I. **Siliquosae.**

Frucht eine zweiklappig aufspringende Schote. Keimblätter flach oder quergefaltet bis eingerollt.

1. *Cheirantheae.*

Nur seitliche Honigdrüsen vorhanden, paarweise.

Cheiranthus, Matthiola, Malcolmia, Hesperis, Chorispora.

2. *Erysimeae.*

Seitliche Honigdrüsen einfach, außen offen, mediane fehlend oder vorhanden, von den seitlichen meist getrennt.

Barbarea, Nasturtium, Armoracia, Roripa, Erysimum, Conringia, Alliaria.

3. *Arabideae.*

Seitliche und mediane Drüsen vorhanden, erstere ringförmig oder innen offen, von den medianen getrennt.

Cardamine, Arabis, Stenophragma, Turritis.

4. *Sisymbrieae.*

Seitliche Honigdrüsen ringförmig, mit den medianen breit zu einem geschlossenen Ring verbunden.

Sisymbrium. Chamaeplium.

II. **Siliculosae.**

Frucht ein Schötchen. Keimblätter flach.

a. **Latiseptae.**

1. *Alyssineae.*

Seitliche Honigdrüsen paarig, klein, frei, mediane fehlend.
Schiewereckia, Alyssum, Vesicaria, Cochlearia, Draba.

2. *Lunarieae.*

Seitliche Honigdrüsen vereint, seitlich herabgezogen, mediane fehlend.

Lunaria. Aubrietia.

b. **Angustiseptae.**

α. Seitliche Honigdrüsen mit einem seitlichen Fortsatz, mediane fehlend. *Thlaspi, Carpoceras, Capsella, Teesdalea, Aethionema, Eunomia.*

β. Seitliche Honigdrüsen ohne seitlichen Fortsatz, mediane fehlend. *Iberis.*

γ. Seitliche und mediane Drüsen vorhanden. *Cardaria, Thysolepidium, Lepidium, Coronopus.*

III. **Nucamentaceae.**

Frucht geschlossen bleibend oder in zwei geschlossen bleibende Hälften zerfallend.

Biscutella, Bunias, Ochthodium, Myagrum, Isatis, Peltaria, Neslia, Camelina.

IV. **Brassiceae.**

Seitliche Honigdrüsen an der Innenseite der kurzen Staubblätter, mediane außen vor den langen Staubblattpaaren. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegenden Würzelchen.

Succowia, Erucastrum, Eruca, Diplotaxis, Brassica, Melanosinapis, Sinapis, Moricandia, Rapistrum, Raphanus, Crambe.

Velenovsky war der erste, der es wagte, das alte, der Keimlinglage entnommene Merkmal bei der Systematik der Cruciferen ganz über Bord zu werfen. Schade, daß er nicht mit der Einteilung in *Siliquosae, Siliculosae* und *Nucamentaceae* ebenso verfuhr. Sehr scharf tritt in Velenovskys System die selbständige Stellung der *Brassiceae* gegenüber den anderen Gattungen hervor, und das ist wohl der größte Vorteil seines Systems. Ein weiteres großes Verdienst sind seine eingehenden Untersuchungen über den Bau der Honigdrüsen und der Berücksichtigung desselben in der Systematik, wodurch in mancher Beziehung ein bedeutender Fortschritt gegen früher erzielt wurde. Velenovsky war es auch,

der darauf aufmerksam machte, daß die *Brassiceae* außer im Samenbau auch im Bau der Honigdrüsen von den übrigen Cruciferen stark abweichen. Im übrigen beziehen sich Velenovskys Untersuchungen auf zu wenig Genera, um zu einem befriedigenden Systeme zu führen.

Prantl. Neben Velenovsky war Prantl der erste, der den Versuch unternahm, mit dem De Candolleschen Cruciferensystem und allen seinen Modifikationen zu brechen und die Genera auf Grund völlig neuer Merkmale zu gruppieren. Er stellte die bisher verwendeten, auf Gestalt und Öffnungsweise der Frucht, Faltung der Keimblätter und Lagerung des Würzelchens fußenden Merkmale in den Hintergrund, und legte das Hauptgewicht auf die Form der Trichome (ob die Haare einfach oder ästig) und die Form der Narbe (rund oder zweilappig). Auf diese Weise schuf er vier Tribus, die er dann auf Grund verschiedenartiger Merkmale, wie Samenbau, Zahl und Anordnung der Honigdrüsen, Anatomie der Scheidewand in zahlreiche Subtribus teilte, wie folgt:

Tribus I: Thelypodieae.

Haare unverzweigt oder fehlend. Narbe ringsum gleich ausgebildet.

1. Subtribus: *Stanleyinae.*

Keimblätter flach. Frucht zweiklappig, mehrsamig.

Notothlaspi, Pringlea, Warea, Stanleya, Thelypodium, Caulanthus, Streptanthus.

2. Subtribus: *Cremolobinae.*

Keimblätter flach. Spaltfrucht mit einsamigen Fächern.

Cremolobus, Menonvillea, Hexaptera, Decaptera.

3. Subtribus: *Heliophilinae.*

Keimblätter verlängert, spiralig gerollt oder zweimal quergefaltet.

Heliophila, Carponema, Brachycarpaea, Cycloptychis, Palmstruckia.

4. Subtribus: *Chamirinae.*

Keimblätter mit zweimal einwärts gefalteten Seitenflächen.

Chamira.

Tribus II: Sinapeae.

Haare unverzweigt oder fehlend. Narbe zweilappig, über den Plazenten stärker entwickelt.

1. Subtribus: *Lepidiinae.*

Keimblätter hinter der Krümmung des Embryo entspringend; Blüten perigyn oder mit seitlichen und medianen Honigdrüsen.

Subularia, Teesdalea, Lepidium, Coronopus, Ochthodium, Stroganovia, Stubendorffia, Biscutella, Megacarpaea.

2. Subtribus: *Cochleariinae.*

Keimblätter an der Krümmung des Embryo entspringend. Frucht ein Schötchen oder ein- bis zweisamige Schließfrucht. Keimblätter nicht gefaltet. Nur seitliche Honigdrüsen.

Jonopsidium, Iberis, Dilophia, Hemilophia, Dipoma, Aethionema, Eunomia, Brossardia, Didymophysa, Coluteocarpus, Petrocallis, Bivonea, Thlaspi, Heldreichia, Physalidium, Megadenia, Cochlearia, Kernera, Graellsia, Peltaria.

Subtribus 3: *Alliariinae.*

Keimblätter an der Krümmung des Embryo entspringend. Frucht eine Schote oder einsamige Schließfrucht. Mediane Honigdrüsen vorhanden, Griffel gestutzt.

Aphragmus, Taphrospermum, Eutrema, Alliaria, Palartoria, Sobolewskia.

Subtribus 4: *Sisymbriinae.*

Keimblätter an der Krümmung des Embryo entspringend. Frucht meist eine Schote. Griffel zweilappig. Keimling seitenwurzelig.

Sisymbrium, Ammosperma, Erucaria, Cakile, Andreoskia, Myagrum, Goldbachia, Calepina, Schimpera, Spirorhynchus, Boreava, Texiera, Sameraria, Tauscheria, Isatis, Chartolema, Pachypterygium.

Subtribus 5: *Vellinae.*

Keimblätter längsgefaltet. Schötchen oder zweifächerige Schließfrucht oder die Frucht quergegliedert mit wagrechten Samen und derber Scheidewand im vorderen Glied.

Psychine, Succowia, Carrichtera, Vella, Boleum, Savignya, Schouwia, Zilla, Fortuynia, Physorhynchus.

Subtribus 6: *Brassicinae.*

Keimblätter längsgefaltet. Frucht eine zuweilen quergegliederte Schote mit aufrechten Samen und höchstens zarter Scheidewand im vorderen Glied.

Eruca, Sinapis, Diplotaxis, Erucastrum, Sinapidendron, Brassica, Raphanus, Hemicrambe, Enarthrocarpus, Guiroa, Reboudia, Cordylocarpus, Rapistrum, Muricaria, Crambe, Morisia, Cossonia.

Subtribus 7: *Cardamininae.*

Keimling seitenwurzelig, Frucht stets zweiklappig.

Barbarea, Pirea, Jodanthus, Dryopetalum, Nasturtium, Cardamine, Dentaria, Ricotia, Lunaria, Selenia, Leavenworthia, Platyspermum.

Tribus III: Schizopetaleae.

Haare verzweigt. Narbe ringsum gleich ausgebildet.

Subtribus 1: *Schizopetalinae.*

Keimling rückenwurzelig.

Mancoa, Tropidocarpum, Stenopetalum, Menkea, Matthewsia, Schizopetalum.

Subtribus 2: *Physariinae.*

Keimling seitenwurzelig.

Synthlipsis, Lyrocarpa, Dithyrea, Physaria, Lesquerella, Phoenicaulis.

Tribus IV: Hesperideae.

Haare verzweigt. Narbe zweilappig.

Subtribus 1: *Capsellinae.*

Oberhautzellen der Scheidewand ohne parallele Teilungswände. Nur seitliche Honigdrüsen. Samen nie einreihig.

Hutchinsia, Capsella, Camelina, Neslia, Draba, Schivereckia, Aubrietia, Athysanus, Thysanocarpus.

Subtribus 2: *Turritinae.*

Oberhautzellen der Scheidewand ohne parallele Teilungswände. Seitliche und mediane Honigdrüsen zu einem Ring verschmolzen.

Chrysochamela, Redowskia, Smelowskia, Descurainia, Alyssopis, Stenophragma, Turritis, Arabis, Macropodium.

Subtribus 3: *Erysiminae.*

Oberhautzellen der Schließzellen ohne parallele Teilungswände. Mediane und laterale Honigdrüsen getrennt. Frucht lang.

Greggia, Erysimum, Cheiranthus.

Subtribus 4: *Alyssinae.*

Oberhautzellen der Schließzellen mit zahlreichen parallelen, aber in den verschiedenen Zellen verschieden gerichteten Teilungswänden.

Buchingera, Alyssum, Clypeola, Ptilotrichum, Lobularia, Lepidotrichum, Berteroa, Fibigia, Physoptychis, Vesicaria, Clastopus.

Subtribus 5: *Malcolmiinae.*

Oberhautzellen der Scheidewand der Quere nach geteilt. Haare ästig, keine Drüsenhaare.

Braya, Lepidostemon, Streptoloma, Atelanthera, Tetracme, Octoceras, Notoceras, Diceratella, Parolinia, Anastatica, Pugionium, Malcolmia, Cryptospora, Eremobium, Morettia, Citharolemia, Farsetia, Euclidium, Leptaleum, Fedschenkoa.

Subtribus 6: *Hesperidinae.*

Oberhautzellen der Scheidewand der Quere nach geteilt, Haare ästig, Drüsenhaare vorhanden.

Hesperis, Matthiola, Lonchophora, Pyramidium, Bunias, Zerdana, Sterigma, Anchonium, Dontostemon, Chorispora, Christolea, Parrya, Clausia.

Subtribus 7: *Moricandiinae.*

Oberhautzellen der Scheidewand der Quere nach geteilt. Behaarung fehlt vollkommen.

Conringia, Orychophragmus, Moricandia, Henophyton, Euxomodendron.

Es ist nicht zu leugnen, daß Prantls System der Cruciferen gegen das bisher geleistete einen ganz kolossalen Fortschritt bedeutete. Eine ganze Reihe sehr natürlicher Gruppen, wie die *Cremolobinae*, *Heliophilinae*, *Chamirinae*, *Schizopetaleae*, zum Teil auch die *Stanleyinae*, deren Genera in den bisherigen Systemen weit auseinandergerissen in den verschiedensten Gruppen untergebracht waren, sind von ihm richtig erfaßt und zum erstenmale aufgestellt worden. Die von ihm zum erstenmale in der Systematik verwendeten Merkmale, betreffend den Fruchtbau und den Bau der Epidermis des Septums, haben sich, wenn auch nicht ausnahmslos, so doch vielfach als sehr zweckmäßig zur Charakterisierung bestimmter Gruppen bewährt. Weniger glücklich war der Gedanke, die Beschaffenheit der Haare als ein so wichtiges Einteilungsprinzip zu verwenden. Wenn auch zugegeben werden muß, daß die Trichome zur Charakterisierung einzelner Genera ganz gut geeignet sind, ist es doch verfehlt, die ganzen Cruciferen auf Grund der einfachen oder verzweigten Haare in zwei Gruppen zu teilen, wie es Prantl getan hat. Schon die weite Trennung von *Draba* und *Petrocallis*, *Sisymbrium* und *Descurainia*, *Arabis* und *Cardamine* beweist das. Auch hat Prantl dem Fruchtbau und Samenbau wieder eine allzu geringe Bedeutung beigemessen. Die schon von De Candolle richtig erfaßte, von Pomel und Velenovsky eingehend studierte Gruppe der *Brassiceae* wird wieder zerrissen und unter die *Brassicinae*, *Vellinae* und *Moricandiinae* verteilt. Seine Subtribus der *Sisymbriinae* und *Cochleariinae* enthalten viele ganz und gar nicht miteinander verwandte Genera, so die ersteren neben *Cakile* und *Erucaria* auch *Sisymbrium*, *Isatis* und *Andrzeiovsky*. Insbesondere fehlt in Prantls System der phylogenetische Grundgedanke. Die *Thelypodieae* bez. *Stanleyinae* sind ja wirklich wahrscheinlich die ursprünglichsten Cruciferentypen, doch gehört die Gattung *Notothlaspi* mit seinen hochgradig spezialisierten Früchten nicht dazu, und am allerwenigsten an die Spitze des ganzen Cruciferensystems. Das von Prantl auf Seite 153 gegebene Schema der verwandschaftlichen Beziehungen der einzelnen Subtribus zueinander ist ein reines Phantasiegebilde. Man kann doch nie und nimmer annehmen, daß die mit so einfachen Fruchtformen versehenen *Alliariinae*, *Turritinae* oder *Hesperidinae* von den so hochgradig spezialisierte Früchte aufweisenden *Lepidiinae* bez. *Capsellinae* abstammen. Und eine Entwicklungsreihe *Lepidiinae-Sisymbriinae Vellinae* ist ein phylogenetisches Unding.

Schweidler. Abgesehen von Fourniers (1) Untersuchungen über die Gattung *Sisymbrium* hatte bisher nur Dennert (1) versucht, den anatomischen Bau des Stengels für die Systematik der Cruciferen zu verwerten, jedoch mit negativem Erfolge. Hatte Dennert mit dem feineren Bau der Gefäßbündel kein Resultat erzielt, versuchte es Schweidler mit mehr Glück mit der Lage der Myrosinschläuche, über die bereits Heinricher (1) früher eingehende Untersuchungen angestellt hatte. Schweidler meint drei Gruppen unterscheiden zu können:

1. Exo-Idioblastae. Myrosinschläuche ausschließlich im Mesophyll, chlorophyllführend.
2. Endo-Idioblastae. Myrosinschläuche chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden.
3. Hetero-Idioblastae. Pflanzen mit beiderlei Myrosinschläuchen.

Schweidler schlägt nun vor, die drei Gruppen als Unterfamilien anzusehen und kommt zu folgender Gruppierung der von ihm und Heinricher untersuchten Gattungen:

I. **Exo-Idioblastae.**

a. **Platylobeae.**

Trib. *Alysseae.*

Lunaria, Vesicaria, Schivereckia, Peltaria, Petrocallis, Draba, Cochlearia.

Trib. *Thlaspideae.*

Thlaspi, Teesdalea.

Trib. *Anastaticeae.*

Anastatica.

Trib. *Cakilineae.*

Cakile, Chorispora.

Bisher einer hauptsächlich einer anderen Unterordnung angehörigen Tribus zugezählte Genera:
Brassica, Arabis (excl. Sekt. *Cardaminopsis), Alliaria. Conringia*

b. **Orthoploceae.**

Trib. *Brassiceae.*

Brassica, Sinapis, Moricandia, Diplotaxis, Eruca.

Trib. *Velleae.*

Vella, Carrichtera, Succowia.

Trib. *Raphaneae.*

Crambe, Rapistrum, Raphanus.

c. **Pleuroploceae.**

Trib. *Buniadeae.*

Bunias.

II. **Endo-Idioblastae.**

a. **Platylobeae.**

Trib. *Arabideae.*

Cheiranthus, Nasturtium, Barbaraea, Turritis, Arabis Sekt. *Cardaminopsis, Cardamine, Dentaria.*

Trib. *Sisymbrieae.*

Malcolmia, Hesperis, Sisymbrium, Erysimum.

Trib. *Camelineae.*

Camelina.

Trib. *Lepidiineae.*

Senebiera, Lepidium, Aethionema.

Bisher den zu den Exo-Idioblastae gehörigen *Thlaspideae* zugezählte Genera:

Capsella, Biscutella.

b. **Pleuroploceae.**

Trib. *Heliophilinae.*

Heliophiles.

III. **Hetero-Idioblastae.**

Trib. *Isatideae.*

Isatis, Myagrum.

Bisher einer anderen Unterordnung angehörigen Tribus zugezählt:

Iberis, Lepidium, Draba.

Wenn Schweidlers Untersuchungen dargetan haben, daß das Verhalten der Eiweißschläuche tatsächlich systematisch verwertbar ist, ist er doch in der Anwendung dieses Merkmales zu weit gegangen. Die Aufstellung der drei Unterfamilien, wobei *Arabis* Sekt. *Cardaminopsis* und *Arabis, Lepidium Draba* und die übrigen Lepidiumarten, *Lepidium* und *Teesdalea* in andere Unterfamilien kommen, kann nicht natürlich sein. Zur Charakterisierung kleinerer Verwandtschaftskreise ist jedoch das Verhalten der Myrosinzellen gewiß verwendbar; leider stehen der weitgehenden Anwendung dieses Merkmales technische Schwierigkeiten im Wege.

Bayer. Auf ganz anderer Grundlage versuchte R. Bayer (1) die Cruciferen zu gruppieren. Angeregt durch Velenovskys (1) Untersuchungen über den Bau der Saftdrüsen der Cruciferen versuchte er die Verteilung und Gestalt dieser Honigdrüsen für die Systematik der Familie zu verwerten und stellt folgendes System auf:

A. **Siliquosae.**

I. Laterale und mediane Saftdrüsen vorhanden.

1. *Sisymbrieae.*

Saftdrüsen als ein vollständiger, die Basis aller Staubgefäße umgebender Wulst, die oberen und unteren miteinander verbunden.

Sisymbrium, Chamaeplium.

2. *Arabideae.*

Die lateralen Saftdrüsen als ein Wulst, welcher an der Innenseite offen oder durch eine Lücke unterbrochen ist, ausgebildet, die medianen einfach, mit den lateralen verbunden oder zwei- bis dreihöckerig oder -zähnig.

Arabis, Turritis, Stenophragma, Roripa, Armoracia.

3. *Erysimeae.*

Der laterale Drüsenwall an der Außenseite offen oder ausgesattelt, an der Innenseite am stärksten, mit den medianen meist verbunden; letztere einfach zungenförmig oder zwei- bis dreizähnig.

Erysimum, Syrenia, Barbarea, Alliaria.

4. *Cardamineae.*

Die laterale Drüse als hufeisenförmiger Wulst, an der Innenseite offen, außen massiv; die mediane einfach, mit den lateralen verbunden oder isoliert.

Cardamine (incl. *Dentaria*).

5. *Brassiceae.*

Die lateralen Drüsen einfach, frei, prismatisch, je eine hinter den kurzen Staubfäden; mediane je eine zwischen den Filamenten des längeren Staubfadenpaares.

Brassica, Sinapis, Diplotaxis, Erucastrum, Eruca, Moricandia, Raphanus, Erucaria, Crambe, Rapistrum, Cakile.

II. Nur laterale Saftdrüsen vorhanden.

6. *Hesperideae.*

Die lateralen Drüsen als ein die Basis der kurzen Filamente vollständig umgebender Wulst.

Hesperis, Cheiranthus, Matthiola.

7. *Nasturtieae.*

Die lateralen Honigdrüsen in Form eines Wulstes, der vorn offen, hinter den kurzen Staubfäden am stärksten und hier ausgebuchtet oder zerklüftet sind.

Nasturtium, Conringia.

B. **Siliculosae.**

I. Laterale und mediane Drüsen vorhanden.

8. *Isatideae.*

Ein vollständiger drüsiger Ring um die Basis aller Staubgefäße herum entwickelt.

Isatis, Bunias, Myagrum, Ochtodium.

9. *Lepidieae.*

Saftdrüsen gesondert, laterale paarig an den Seiten der kurzen Filamente, mediane einfach, zwischen den Staubfäden des längeren Paares.

Lepidium, Cardaria, Coronopus.

II. Nur laterale Saftdrüsen.

10. *Capselleae.*

Laterale Drüsen wulstförmig, innen schmal offen, außen dick, mit seitlichen verdickten Fortsätzen.

Capsella, Thlaspi, Carpoceras.

11. *Camelineae.*

Laterale Saftdrüsen wulstförmig, innen breit offen, außen tief ausgesattelt, fast zweilappig, mit sehr kurzen seitlichen Fortsätzen.
Camelina, Neslea.

12. *Lunarieae.*

Laterale Saftdrüsen als solider Ringwulst, außen zweilappig.
Lunaria.

13. *Alysseae.*

Laterale Drüsen paarig, je eine an jeder Seite des kurzen Filaments, frei. Schötchen latisept.
Alyssum, Berteroa, Vesicaria, Cochlearia, Draba, Schivereckia, Kernera, Petrocallis, Erophila.

14. *Iberideae.*

Saftdrüsen wie bei vorigen. Schötchen angustisept.
Iberis, Teesdalea, Aethionema, Hutchinsia, Jonopsidium, Eunomia.

15. *Euclidieae.*

Laterale Saftdrüsen paarig, je eine an jeder Seite des kurzen Filaments, frei. Frucht nicht aufspringend.
Euclidium, Anastatica.

Bayers Untersuchungen beweisen uns, daß der Bau der Saftdrüsen sehr geeignet ist, gewisse Gruppen der Cruciferen zu charakterisieren. Die von ihm aufgestellten Tribus sind größtenteils als sehr natürliche zu bezeichnen. Es ist nur bedauerlich, daß Bayer nicht mehr Gattungen untersucht hat, er hätte vielleicht ein brauchbares System der ganzen Cruciferen geliefert, besonders wenn er die Fehler, die sich bei einseitiger Berücksichtigung eines einzigen Merkmales naturgemäß ergeben müssen, wie die ganz unnatürliche Vereinigung von *Nasturtium* und *Conringia* in eine Gruppe, durch Berücksichtigung anderer Merkmale vermieden hätte. Jedenfalls gehören Bayers Untersuchungen zu den wertvollsten, die in den letzten Jahren über die Cruciferen angestellt worden sind.

Solms-Laubach. Obwohl Solms-Laubach bisher ein neues Cruciferensystem nicht aufgestellt hat, können seine bedeutsamen Untersuchungen über diese Pflanzenfamilien hier nicht übergangen werden. Seine erste Studie (Solms 1) beschäftigt sich mit der durch Mutation aus *Capsella Bursa pastoris* hervorgegangenen *Capsella Hegeri.* Bei dieser Gelegenheit wird auf die nahe Verwandtschaft von *Camelina* zu *Capsella* aufmerksam gemacht, ferner auch andere vielleicht ebenfalls durch Mutation entstandene Formen, wie *Tetrapoma* und *Holargidium,* eingehend besprochen. In seiner zweiten Arbeit (Solms 2) wird das Problem der Artbildung anläßlich einer eingehenden Bearbeitung der heterocarpen Aethionemaarten in Diskussion gezogen. Die dritte Arbeit (Solms 3) ist der Gruppe der Rapistreen gewidmet, wobei der Autor die Ansicht, daß das Gros der Cruciferen mit orthoplokem Embryo eine natürliche Gruppe bildet, vertritt; bei dieser Gelegenheit wird auch

zum erstenmale auf die Beziehungen hingewiesen, die zwischen den Gattungen *Erucaria* und *Cakile* und dieser Gruppe bestehen. Solms vierte Studie endlich beschäftigt sich mit den Varianten der Embryolage, wobei wieder zahlreiche, auf die Systematik der Cruciferen bezügliche Fragen eingehend besprochen werden.

Calestani. In neuester Zeit hat Calestani (1) für die italienischen Cruciferengenera ein neues, hauptsächlich auf der Gestalt der Honigdrüsen aufgebautes System entworfen, von dem bisher leider nur ein kleiner Teil publiziert ist. Er unterscheidet:

1. *Erysimeae.* Mediane und laterale Honigdrüsen durch nektarführende Streifen miteinander verbunden. Narbe ganz oder leicht zweilappig. Klappen der Frucht längsnervig. Kotyledonen flach.

a. *Arabideae.*

Keimling seitenwurzelig.
Arabis, Euxena, Barbarea.

1. *Sisymbrieae.*

Keimling rückenwurzelig.
Sisymbrium, Kibera, Arabidopsis, Erysimum, Alliaria.

2. *Cardamininae.*

Laterale und mediane Honigdrüsen vorhanden, frei oder miteinander verbunden. Narbe ganz oder kaum gelappt. Fruchtklappen nicht oder undeutlich längsnervig, Frucht elastisch aufspringend. Kotyledonen flach oder quer gefaltet.
Cardamine, Dentaria.

3. *Cheirantheae.*

Nur seitliche Honigdrüsen. Griffel zweilappig mit aufrechten placentaren Lappen. Fruchtklappen längsnervig. Kotyledonen flach.
Cheiranthus, Matthiola, Malcolmia, Hesperis, Conringia.

4. *Brassiceae.*

Honigdrüsen frei, je eine außen an der Basis der langen Staubblattpaare, je eine innen an der Basis jedes kurzen Staubblattes. Narbe verschieden gestaltet. Fruchtklappen mit oder ohne Längsnerven. Kotyledonen längsgefaltet.

a. *Eruceae.*

Frucht eine Schote.
Melanosinapis, Diplotaxis, Erucastrum, Brassica, Hirschfeldia, Moricandia, Sinapis, Eruca.

b. *Velleae.*

Frucht ein Schötchen.
Carrichtera, Succovia.

c. *Morisieae.*

Frucht zweigliedrig und zweiklappig aufspringend.
Morisia.

d. *Raphaneae.*

Frucht quergegliedert, nicht aufspringend.
Rapistrum, Raphanistrum, Raphanus, Calepina, Crambe.

Soweit sich nach diesem Fragment urteilen läßt, enthalten die einzelnen Tribus und Subtribus nur wirklich miteinander verwandte Gattungen. Ein wirklicher phylogenetischer Aufbau läßt sich allerdings kaum erkennen.

Die Verwertung der Merkmale für die Systematik.

1. Der Habitus.

Daß die vegetativen Organe in der botanischen Systematik vielfach arg vernachlässigt werden, ist eine bekannte Tatsache. Dennoch ist es zweifellos, daß selbst rein äußerliche Merkmale, wozu ja auch der Habitus zu rechnen ist, mitunter Fingerzeige über die verwandtschaftliche Stellung der betreffenden Pflanze geben können. Bei den Cruciferen trifft das insofern zu, als der Habitus der ganzen Familie ein sehr charakteristischer ist und in den weitaus meisten Fällen eine Pflanze schon bei flüchtigem Ansehen als Crucifere erkannt werden kann. Nur wenige Gattungen weichen in dieser Hinsicht stark ab, so mehrere *Thelypodieae*, am meisten *Stanleya* und insbesondere die eigentümliche kapensische Gattung *Chamira*.

Eben infolge dieser großen habituellen Übereinstimmung innerhalb der ganzen Familie sind die einzelnen Genera einander oft sehr ähnlich, doch weisen immerhin einige ein sehr charakteristisches Aussehen auf, es sei hier nur auf *Arabis, (Cardamine* Sekt.) *Dentaria, Thlaspi* hingewiesen. Auf die Unmöglichkeit, die beiden durch die Zahl der Nerven auf den Fruchtklappen verschiedenen Arten *Conringia orientalis* und *Caustriaea*, die im Habitus vollkommen übereinstimmen, in verschiedene Gattungen, und erstere zu der habituell ganz verschiedenen Gattung *Erysimum* zu stellen, hat kürzlich wieder Fritsch (1) hingewiesen. Ähnliches gilt von den Gattungen *Camelina* und *Neslia*, von der erstere aufspringende Schötchen, letztere geschlossen bleibende Nüßchen besitzt, die aber in ihren äußeren Merkmalen so völlig übereinstimmen, daß selbst De Candolle, der sonst in seinem System keine von den Gruppenmerkmalen abweichende Ausnahme anerkannte, beide in dieselbe Tribus stellte (De Candolle 1). Ähnliches gilt von den Gattungen *Physalidium* und *Graellsia*. Der Fruchtbau bei beiden ist ziemlich verschieden, erstere hat kahnförmig gewölbte, letztere ganz flache Fruchtklappen; im übrigen sehen sich aber beide Pflanzen täuschend ähnlich und sind im blühenden Zustande kaum voneinander zu unterscheiden. Da sie noch dazu in der Tracht von den übrigen Cruciferen stark abweichen und fast an *Saxifraga rotundifolia* erinnern (vergl. die Abbildung bei Prantl (2) Fig. 107), wird ihre

Übereinstimmnng noch auffallender, und ist der Gedanke nicht von der Hand zu weisen, daß beide Gattungen sehr nahe miteinander verwandt sind.

Natürlich darf man aber wieder nicht auf den Habitus allein Gewicht legen, da dieser gerade in einer so monotypen Familie leicht zu Täuschungen führen kann. So ist z. B. meiner Meinung nach *Cheiranthus* mit *Erysimum* gar nicht so nahe verwandt, wie es dem Habitus nach den Anschein hätte, und zu welcher Gattung sie auch von Wettstein (1) gezogen wurde, sondern steht der Gattung *Matthiola* viel näher, der sie übrigens ebenfalls habituell nahesteht.

2. Der anatomische Bau des Stengels und der Blätter.

a. Bau und Lage der Gefäßbündel.

Anatomische Untersuchungen über den Bau der Cruciferenstengel und -Blätter liegen noch sehr wenige vor. Für die Gattung *Sisymbrium* hat uns Fournier (1) eine eingehende Studie über den Bau des Stengels geliefert; vergleichend-anatomische Untersuchungen aber hat, abgesehen von den unten zu besprechenden, die Myrosinzellen behandelten Arbeiten, nur Dennert angestellt. Dennert (1) kommt zu folgenden Resultaten: Bei den meisten Cruciferen findet sich im jungen Stengel ein geschlossener Holzring, in dem zwischen den Gefäßbündeln ein verholztes prosenchymatisches Gewebe liegt; an der Innenseite schließt sich an die Bündel ein inneres Kambium an; nach außen zu folgt nach dem Kambium eine Gruppe weitlumiger Bastfasern. An älteren Internodien ist der innerste Teil des Holzringes, wie eben beschrieben, gebaut, d. h. er zeigt die abwechselnden Gruppen von Gefäßen und Parenchym, nach außen zu aber besteht er aus radiärem Prosenchym mit in der ganzen Peripherie verstreuten Gefäßen. Außen schließt sich dann der meist geschlossene Kambiumring an und an diese die Bastbündel.

In der weiteren Entwicklung zeigen sich dann folgende Typen:

1. (Turritistypus.) Das kontinuierliche Kambium erzeugt keine Markstrahlen.

2. (Brassicatypus.) Wenn das Kambium kontinuierlich geworden ist, so erzeugt es von vornherein neben Gefäßen und Prosenchym noch sekundäre Markstrahlen.

3. (Raphanustypus.) Die einzelnen Gefäßbündel sind von vornherein durch primäre Markstrahlen getrennt, später treten auch sekundäre auf.

4. (Alliariatypus.) Der Holzring wird stärker, aber die Kambiumstränge bleiben isoliert und es kommt überhaupt zu keinem kontinuierlichen Kambium.

Abweichende Typen sind:

5. (Cochleariatypus.) Der Holzring besteht aus abwechselnden Gefäßgruppen und Brücken von Prosenchym, er erfährt bei isolierten

Kambiumsträngen keine wesentliche Verstärkung, d. h. er bleibt auf dem oben als jugendliches Stadium geschilderten primären Holzringstadium stehen.

6. (Teesdaleatypus.) Hartbast und Prosenchym verschmelzen zu einem geschlossenen Ring, an dem sich innen die Bündel anlegen.

7. (Aubrietiatypus.) Dem Bündelring fehlt das Prosenchym, die Bastfasern verschmelzen zu einem Ring.

Diese sieben Typen wären nun systematisch sehr gut verwertbar, wenn die gleichen Typen bei wirklich verwandten Arten aufträten. Das ist aber keineswegs der Fall. Von den von Dennert untersuchten Arten zeigten:

1. Turritistypus: *Arabis procurens, A. albida, Turritis glabra, Nasturtium officinale, Roripa amphibia, R. silvestris, Barbaraea vulgaris, Cardamine impatiens, C. pratensis, Dentaria bulbifera, Alyssum calycinum, A. montanum, A. petraeum, A. alpestre, Berteroa obliqua, Vesicaria sinuata, V. utriculata, Lobularia maritima, Farsetia clypeata, Lunaria rediviva, Iberis amara, I. pinnata, I. intermedia, I. umbellata, I. saxatilis, I. sempervirens, Thlaspi arvense, Biscutella laevigata, B. hispida, Cakile maritima, Erysimum Perofskyanum, E. Cheiranthus, E. cheiranthoides, E. crepidifolium, E. helveticum, Hesperis matronalis, H. runcinata, Malcolmia maritima, Camelina sativa, Capsella Bursa pastoris, Hutchinsia alpina, H. petraea, H. brevicaulis, Lepidium latifolium, L. ruderale, L. perfoliatum, L. campestre, L. sativum, Aethionema saxatile, Neslia paniculata, Eruca sativa, Diplotaxis muralis, Vella annua, Senebiera didyma, S. Coronopus.*

2. Brassicatypus: *Cheiranthus Cheiri, Matthiola incana, Peltaria alliacea, Sisymbrium austriacum, S. strictissimum, S. Sophia, S. officinale, Lepidium graminifolium, L. Draba, Isatis tinctoria, Diplotaxis tenuifolia, Brassica nigra, B. oleracea, B. Napus, B. Rapa, Sinapis alba, S. arvensis, Raphanus Raphanistrum, Bunias Erucago.*

3. Raphanustypus: *Raphanus sativus, Rapistrum rugosum, R. perenne.*

4. Cochleariatypus: *Armoracia rusticana, Kernera saxatilis, Cochlearia officinalis, C. danica, Arabis arenosa, Cardamine hirsuta, C. silvatica, Nasturtium microphyllum, Draba verna, D. aizoides, Sisymbrium Thalianum, Calepina Corvini, Bunias orientalis.*

5. Alliariatypus: *Alliaria officinalis.*

6. Teesdalea-Typus: *Teesdalea nudicaulis.*

7. Aubrietiatypus: *Aubrietia deltoidea.*

Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich klar, daß der anatomische Bau des Stengels für die Systematik nur mit größter Vorsicht, oder vielleicht besser gesagt, gar nicht verwertet werden kann. Wenn in einzelnen Fällen bei bisher für verwandt gehaltenen Arten oder Gattungen der anatomische Bau wesentliche Abweichungen zeigte, könnte das immer noch ein Fingerzeig sein, daß eben diese an-

genommene Verwandtschaft nicht besteht. Wenn aber z. B. *Diplotaxis tenuifolia* und *muralis, Cardamine impatiens* und *hirsuta, Raphanus Raphanistrum* und *R. sativus* in verschiedene Gruppen zu stehen kommen, kann das unmöglich den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechen. Und auch abgesehen von diesen krassen Fällen gäbe eine Gruppierung der Cruciferen nach obigen Gesichtspunkten auch ganz gewiß kein natürliches System. Die Mehrzahl der Cruciferen gehören dem Turritis- und Brassicatypus an, nur wenige übrige stehen isoliert da und darunter einige, die zu anderen Gattungen gewiß in enger Beziehung stehen, wie z. B. *Teesdalea* zu *Thlaspi*. Manche Genera scheinen ja bezüglich des anatomischen Baues einheitlich zu sein, so z. B. *Alyssum, Sisymbrium, Brassica, Hutchinsia,* andere aber, wie *Cardamine,* zeigen ein sehr verschiedenes Verhalten. Immerhin finden sich auch Fälle, wo der anatomische Befund sich mit den verwandtschaftlichen Beziehungen in gewissem Sinne deckt. So zeigt z. B. die Gattung *Alliaria*, die früher allgemein, aber gewiß unrichtigerweise, mit *Sisymbrium* vereinigt wurde, einen von dieser Gattung stark abweichenden Bau; die Arabisarten der Sektion *Cardaminopsis,* die von den übrigen Arten der Gattung auch sonst in mancher Beziehung abweichen, zeigen auch im anatomischen Bau des Stengels Besonderheiten. Doch spielen diese vereinzelten Fälle bei der großen Zahl von den heterogensten Verwandtschaftskreisen angehörigen Gattungen, die dennoch den gleichen anatomischen Bau aufweisen, kaum eine Rolle.

b. Die Myrosinzellen.

Im Jahre 1884 machte Heinricher (1) zum erstenmale auf das Vorkommen eigentümlicher eiweißhaltiger Idioblasten im Mesophyll einiger Cruciferengattungen aufmerksam. Bald darauf konnte derselbe Autor diese Idioblasten, die er späterhin als Eiweißschläuche oder Myrosinschläuche bezeichnet, als eine nahezu allen Cruciferengattungen gemeinsames Merkmal feststellen (Heinricher 2). Heinrichers Untersuchungen ergeben auch, daß die Eiweißschläuche der Cruciferen als den Milchröhren der Papaveraceen hemolog anzusehen seien.

Bezüglich der Lage und Verteilung der Eiweißschläuche in den Blättern konnte Heinricher fünf Typen unterscheiden:

1. Die Eiweißschläuche liegen im Blattdiachym verteilt. *Arabis sagittata, Cochlearia Armoracia, Peltaria alliacea, Chorispora tenella, Camelina austriaca, Isatis tinctoria, Myagrum perfoliatum. Brassica, Sinapis alba, Diplotaxis tenuifolia, Erucastrum arabicum, Eruca cappadocica, Carrichtera Vellae, Vella pseudocytisus, Crambe cordifolia, Rapistrum perenne, Raphanus sativus, Heliophila amplexicaulis.*

2. Die Eiweißschläuche liegen nur zum Teil im Mesophyll zerstreut, zum größten Teile aber vertreten sie einzelne Zellen der Parenchymscheiden und liegen den Nerven direkt an: *Iberis semperflorens, I. sempervirens, Goldbachia torulosa.*

3. Die Eiweißschläuche finden sich nur als Vertreter einzelner Zellen der die Nerven umschließenden Parenchymscheiden. *Cheiranthus Cheiri, Lepidium affine, Senebiera Coronopus.*

4. Die Eiweißschläuche finden sich nur als Begleiter der Nerven innerhalb der Parenchymscheiden in den mechanischen Belegen. *Hesperis matronalis.*

5. Die Eiweißschläuche finden sich im Mesophyll, doch ausschließlich subepidermal. *Moricandia arvensis.*

Bezüglich der Lage der Eiweißschläuche im Stamm unterscheidet Heinricher sogar sieben verschiedene Typen.

Bezüglich der Verwertbarkeit der Eiweißschläuche für die Systematik kommt Heinricher zu der Ansicht, daß die Ausbildung der ersteren nicht immer mit der gegenwärtig systematischen Gliederung der Cruciferen parallel geht. Einige Tribus sind auch anatomisch gut charakterisiert, wie die *Brassiceae*, bei anderen Tribus herrscht eine größere Mannigfaltigkeit, so bei den *Arabideae* und besonders bei den *Lepidieae.*

Zu bedeutend günstigeren Resultaten bezüglich der Verwendbarkeit kam später Schweidler (1). Schweidler ist der Nachweis gelungen, daß, was bisher unbekannt war, die im Blattmesophyll gelegenen Myrosinzellen Chlorophyll führen. Im übrigen konnte er die fünf bez. sieben von Heinricher (2) in Bezug auf die Verteilung der Eiweißschläuche in Stamm und Blatt unterschiedenen Typen auf drei reduzieren:

1. Exo-Idioblastae: Eiweißschläuche ausschließlich im Mesophyll lokalisiert, chlorophyllführend (Mesophyll-Idioblasten).
2. Endo-Idioblastae. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden (Leitbündel-Idioblasten).
3. Hetero-Idioblastae. Mesophyll- und Leitbündel-Idioblasten vorhanden.

Schweidler schlägt nun vor, die ganzen Cruciferen auf Grund dieser Merkmale in drei Unterfamilien zu teilen und kommt so zu dem oben (S. 155) besprochenen System.

Sicher ist, daß Schweidler in der einseitigen Anwendung seiner anatomischen Merkmale zu weit gegangen ist. Unterfamilien sind seine Gruppen gewiß nicht; bei dieser Gruppierung werden nicht nur sehr heterogene Formen in eine Gruppe zusammengeworfen, sondern vor allem nahverwandte Arten weit voneinander getrennt. Hingegen scheint es, daß das Verhalten der Myrosinschläuche zur Charakterisierung kleinerer Gruppen ganz gut verwertbar wäre. Die Trennung der Arabisarten aus der Sektion *Cardaminopsis* von den übrigen Arabisarten sowie von *Lepidium Draba* aus der Gattung *Lepidium* scheinen allerdings dagegen zu sprechen. Bezüglich der Gattung *Lepidium* jedoch hat auch der Monograph derselben, Thellung (1), zugegeben, daß die generische Abtrennung von *L. Draba* von der Gattung nicht ungerechtfertigt wäre. Was die Arabisarten der Sektion *Cardaminopsis (C. arenosa* und Verwandte) betrifft, so ist es schon lange bekannt, daß ihre

Zugehörigkeit zur Gattung *Arabis* zweifelhaft ist und daß sie gewisse Beziehungen zur Gattung *Cardamine* aufweisen. Von Prantl (1) werden sie sogar direkt zu *Cardamine* gestellt. In Bezug auf die Verteilung der Eiweißschläuche stimmen sie nun tatsächlich (gleichwie auch *Turritis*) mit *Cardamine* und nicht mit *Arabis* überein, was somit nur ein neuer Beweis dafür ist, daß sie tatsächlich mit dieser Gattung nahe verwandt sind, keineswegs aber ein Gegenbeweis gegen die Möglichkeit einer systematischen Verwertung der Eiweißschläuche.

Da mir von der weitaus größten Mehrzahl der Cruciferengattungen nur Herbarmaterial zur Verfügung stand und das Verhalten der Myrosinschläuche nur bei den verhältnismäßig wenigen von Heinricher und Schweidler diesbezüglich untersuchten Gattungen bekannt war, glaubte ich lange Zeit auf eine Berücksichtigung dieses Merkmales bei der Aufstellung meines Systems verzichten zu müssen. Denn da das Myrosin im Wasser leicht löslich ist, ergaben zahlreiche Untersuchungen von aufgekochten Blattquerschnitten nur ein negatives Resultat. Es gelang mir jedoch bald durch einen einfachen Kunstgriff, doch befriedigende Ergebnisse zu erhalten. Wenn man nämlich die zu untersuchenden Organe erst ins schon kochende Wasser einträgt, gerinnt das Myrosin sofort und geht nicht in Lösung und läßt sich dann nach kurzem Härten in absolutem Alkohol an den Schnitten durch Millons Reagens mit Leichtigkeit nachweisen. Dieser Nachweis gelang mir an Herbarmaterial fast ausnahmslos, selbst bei Jahrzehnte lang aufbewahrten Pflanzen, falls selbe gut präpariert und die grüne Farbe der Blätter noch erhalten war. Sind freilich die Blätter vergilbt oder gar gebräunt, dann ist alle Mühe umsonst. Es ist mir auf diese Weise gelungen, bei der weitaus größten Mehrzahl der Cruciferengattungen die Lage der Myrosinzellen festzustellen und ich bin dabei zur Überzeugung gelangt, daß demselben ein ziemlich hoher systematischer Wert zukommt. Freilich darf man nicht so weit gehen wie Schweidler es getan hat. Aber andrerseits zeigen alle unzweifelhaft natürlichen Gruppen, wie die *Brassiceae, Cremolobeae, Heliophileae,* in dieser Beziehung durchweg ein einheitliches Verhalten. Andrerseits lassen sich innerhalb andrer Gruppen Parallelreihen feststellen, von denen die eine Exo-Idioblasten, die andere Endo-Idioblasten aufweist. So bei den *Arabideae* die *Arabidinae* und *Cardamininae*, in den *Alysseae* die *Hesperidinae* und *Brayinae,* bei den *Lepidieae* die *Cochleariinae* und *Capsellinae.* Ich kann es nicht für wahrscheinlich halten, daß zwei wirklich eng miteinander verwandte Genera, also solche, die unmittelbar von einer gemeinsamen Stammform abstammen, in einem so wesentlichen anatomischen Merkmal, das nicht wie der Bau der Gefäßbündel im Stengel Anpassungen an äußere Verhältnisse so direkt unterworfen ist, voneinander abweichen. Viel eher ist eben die Ausbildung von solchen Parallelreihen, wie ich sie eben andeutete, denkbar.

Hervorzuheben sei noch, daß sich das Verhalten der Myrosinzellen auf die zwei Typen der Exo- und Endo-Idioblastae im Sinne

Schweidlers zurückführen läßt. Die Hetero-Idioblastae sind stets mit Formen aus einer der ersten beiden Gruppen nahe verwandt, aber Formen, die sich durch eine enorm reichliche Ausbildung von solchen Myrosinschläuchen auszeichnen und demnach auch im Mesophyll, bez. an den Gefäßbündeln solche aufweisen. Ferner gibt es Formen, auf welche schon Schweidler hingewiesen hat, bei denen eigentliche Myrosin-Idioblasten fehlen und statt dessen aber in den Schließzellen der Epidermis reichliche Anhäufungen von Eiweiß aufweisen. Diese Formen sind naturgemäß den „Exo-Idioblastae" zuzuweisen.

c. Die Trichome.

Dennert (1) war der erste, der auf das Vorkommen verschiedenartiger Trichome bei den verschiedenen Cruciferengattungen aufmerksam machte. Später hat dann Prantl (2) die Gestalt der Haare als Haupteinteilungsprinzip seines neuen Cruciferensystems aufgestellt. Ich habe mich bereits oben (S. 155) bei Besprechung des Prantlschen Cruciferensystems dahin geäußert, daß ich diese Idee für eine höchst unglückliche halte, und befinde mich diesbezüglich in voller Übereinstimmung mit Solms (3). Ich glaube mit Sicherheit sagen zu können, daß die Beschaffenheit der Haare (ob einfache oder verzweigte Haare) zur Abgrenzung größerer systematischer Gruppen (Tribus und selbst Subtribus) völlig ungeeignet ist, da dadurch entschieden sehr nahe verwandte Gattungen, wie *Sisymbrium* und *Descurainia*, *Draba* und *Petrocallis* u. a. weit auseinandergerissen werden. Anders steht es mit der Umgrenzung der Genera. Es gibt fast keine Cruciferengattung, in der Arten mit nur einfachen Haaren und Arten mit ästigen Haaren aufträten (wohl aber kommen kahle und behaarte Arten in einer Gattung vor). Ich kenne von dieser Regel nur zwei Ausnahmen: *Blennodia* und *Sisymbrium* im weiteren Sinne. Die Gattung *Blennodia* ist mir viel zu ungenügend bekannt, um mir über sie ein richtiges Urteil zu bilden; konnte Prantl (2) nur kahle Arten untersuchen, so lagen mir wieder nur zwei sternhaarige Arten vor. F. v. Müller (1) verteilt die Arten unter *Erysimum* und *Sisymbrium* und es dünkt mich sehr wahrscheinlich, daß die bisher zu *Blennodia* gestellten Arten keine einheitliche Gattung darstellen. Bei *Sisymbrium* hingegen sehe ich konsequenterweise mich genötigt, die Gattung nach der Art der Trichome in zwei Genera zu teilen, *Sisymbrium* L. und *Descurainia* im Sinne Prantls, die ich allerdings nebeneinanderreihe und nicht nach Prantls (2) Vorgang in verschiedene Tribus stelle.

3. **Die Blüte.**

a. Kelch-, Kron- und Staubblätter.

Bei der großen Einförmigkeit, die in der Familie der Cruciferen bezüglich des Blütenbaues besteht, ist es begreiflich, daß derselbe nur wenig Anhaltspunkte für die Systematik der Familie bietet. Gestalt (gesackt und nicht gesackt) und Stellung (offener

oder geschlossener Kelch) der Sepalen werden seit langer Zeit zur Abgrenzung von Gattungen benutzt, zur Unterscheidung größerer systematischer Einheiten wurden sie nie herangezogen und sind dazu auch nicht geeignet. Ähnliches gilt von den Kronblättern. Durch zygomorphe Korollen sind die Gattungen *Iberis* und *Teesdalea* ausgezeichnet, durch eigenartig gestaltete Petalen die Gattungen *Schizopetalum, Dryopetalum, Lyrocarpa* und *Stenopetalum*. Auch die Farbe der Kronblätter hat keinen großen systematischen Wert, obwohl hervorgehoben zu werden verdient, daß Gattungen, in denen Arten mit gelben und Arten mit nicht gelben Blüten vorkommen, selten sind. Selbst ganze Tribus oder Subtribus sind mitunter durch bestimmte Blütenfarben ausgezeichnet, so herrscht bei den Brassiceen die gelbe Blütenfarbe weitaus vor, bei den *Thlaspidinae* wieder die weiße Farbe.

Was die Staubblätter betrifft, so wird die Form der Filamente, besonders eine eventuelle Zähnung derselben, schon lange zur Abgrenzung gewisser Gattungen benutzt, ein höherer systematischer Wert kommt diesem Merkmale kaum zu. Auch durch Verwachsung von je zwei der längeren Staubfäden sind einige Gattungen charakterisiert wie *Vella* und *Euzomodendron*. Abort der kürzeren Staubblätter findet sich nur bei einzelnen Arten, wie bei *Cardamine hirsuta* und *Arabidopsis Thaliana*. Mehr als sechs Staubblätter finden sich außer bei Formen von *Capsella*, wo sie auf umgewandelte Petalen zurückzuführen sind, nur bei *Megacarpaea*, doch glaube ich, daß bei der sonstigen großen Übereinstimmung dieser Gattung mit *Biscutella* diesem Merkmal ein höherer systematischer Wert nicht zukommt. Leider konnte ich von dieser Gattung nur Fruchtexemplare untersuchen, doch glaube ich, daß die Vermehrung der Staubblätter in dieser Gattung wahrscheinlich auf Spaltungen zurückzuführen sein wird.

b. Die Saftdrüsen.

Der erste, der auf die am Blütenboden an der Basis der Staubfäden befindlichen Saftdrüsen (Honigdrüsen, Bodendrüsen) eingehend aufmerksam machte, war Crantz (1). Schon De Candolle (1) und Boissier (1) haben die Gestalt und Verteilung derselben vielfach in die Diagnosen aufgenommen, wobei jedoch hervorgehoben werden muß, daß speziell die bei Boissier oft wiederkehrende Bemerkung „*Glandulae obsoletae*“ meist auf ungenaue Beobachtung zurückgeführt werden muß. Eine eingehendere Behandlung erfuhren die Honigdrüsen erst durch Hildebrandt (1), und zwar vom blütenbiologischen Standpunkt aus. Leider sind seine Beobachtungen mitunter etwas ungenau, vor allem aber seine Zeichnungen so unglücklich schematisiert, daß die Verwendbarkeit dieses Merkmales für die Systematik nicht nur späterhin vollkommen übersehen wurde, sondern Solms (3) sogar dieselbe überhaupt leugnete. Im einleitenden Teil seiner Cruciferenbearbeitung kündigt zwar Prantl (2) eine eingehende Berücksichtigung der Saftdrüsen bei der Abgrenzung der Tribus und Subtribus an, im speziellen

Teile aber finden wir die Honigdrüsen trotzdem nur in den seltensten Fällen erwähnt und eingehendere Untersuchungen derselben vermissen wir ganz. Erst viel später haben Velenovsky (1) und Bayer (1) wirklich den Versuch unternommen, ein Cruciferensystem auf Grundlage der Form und Verteilung der Honigdrüsen aufzustellen, welche Systeme oben besprochen wurden.

Wenn auch Bayers System selbstverständlich verschiedene Mängel aufweist, wie sie jedes System, das auf einseitiger Berücksichtigung bestimmter Merkmale aufgebaut ist, aufweisen muß, läßt es doch erkennen, daß der Bau der Honigdrüsen sich gewiß systematisch verwenden läßt. Ich habe bei meinen Untersuchungen speziell den Honigdrüsen der Cruciferen volle Aufmerksamkeit zugewendet und bin zu der Überzeugung gekommen, daß die denselben entnommenen Merkmale zu den verläßlichsten und wichtigsten in der Systematik der Familie gehören. Natürlich darf man aber ein System nicht einseitig auf dieselben aufbauen. In zahlreichen Fällen sind die Saftdrüsen geeignet, bei Zweifeln über die systematische Stellung einen Fingerzeig für diese zu geben. So zeigen bekanntlich die Gattungen *Erucaria* und *Cakile* den Fruchtbau der Brassiceen, weichen aber von denselben im Samenbau stark ab; während die Brassiceen alle eine orthoploce Keimlinglage aufweisen, sind die Samen bei *Erucaria* spirolob, bei *Cakile* pleurorhiz, so daß aus diesem Grunde die beiden Gattungen bisher aus der Gruppe der Brassiceen ausgeschieden wurden. In Bezug auf Form und Größe der Honigdrüsen stimmen beide Gattungen aber wieder aufs genaueste mit den übrigen Brassiceen überein, ein neuer Beweis für die Zugehörigkeit der beiden Gattungen zu dieser Gruppe. Die Gattung *Andrzeiowskia* hat Früchte, die in ihrer Gestalt an manche Lepidieen erinnern, doch sind sie mehr als drei- bis fünfmal so lang als breit, demnach „Schoten“ und keine „Schötchen“, und darum wurde diese Gattung bisher fast allgemein zu den Sisymbrieen gestellt, mit denen sie sonst gar nichts gemein hat. Der Bau der Honigdrüsen weist nun ganz entschieden zu den Lepidieen.

Natürlich sind Gestalt, Größe und Verteilung der Honigdrüsen geradeso wie jedes andere Merkmal einer gewissen Variabilität unterworfen, doch ist diese Variabilität keine so große, daß diese Merkmale für die Systematik nicht verwendbar wären. Ein Studium der Variabilität lehrt uns eben erkennen, was schwankend und was konstant ist. Als die Gattung, bei der die Honigdrüsen ganz besonders veränderlich sind, führt Bayer die Gattung *Biscutella* an. Ich habe speziell bei dieser eingehendere Untersuchungen über die Honigdrüsen unternommen und sie bei zahlreichen Arten, und speziell bei *B. laevigata* an zahlreichen Individuen von den verschiedensten Standorten untersucht und habe folgendes gefunden: Konstant finden wir zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstförmige Honigdrüse, ferner eine an der Außenseite der langen Staubblattpaare. Das ist für die Gattung fast ausnahmslos konstant. Veränderungen unterworfen ist der Umstand, ob die beiden seitlichen Drüsen getrennt bleiben, oder ob sie außen oder innen oder beiderseits miteinander verschmelzen, ob die medianen

schmal lineal oder dreilappig sind; in seltenen Ausnahmefällen können letztere auch ganz abortieren, gerade wie z. B. bei manchen Cruciferen ja auch die Petalen fehlen können. Die ganzen Brassiceen sind durch je eine Drüse an der Innenseite der kurzen, je eine vor oder zwischen den beiden langen Staubblattpaaren ausgezeichnet. Bei den Erysimeen sind die die kurzen Staubblätter an der Basis umgebenden Drüsen außen immer offen, bei den nahe verwandten Sisymbriceen immer geschlossen.

Der häufigst auftretende Fall ist der, daß zu jeder Seite der kurzen Staubblätter je eine (laterale), vor den langen Staubblattpaaren ebenfalls eine (mediane) Drüse liegt. Die lateralen Drüsen sind immer vorhanden und fehlen nur in jenen seltenen Fällen, wo die kurzen Staubblätter überhaupt abortiert sind, wie z. B. manchmal bei *Arabidopsis*. Die medianen Drüsen sind stets vorhanden bei den *Brassiceae*, und auch bei den *Arabideae* fehlen sie nur bei einzelnen abgeleiteten Formen. Hingegen fehlen sie konstant bei den *Hesperidinae*, *Lunariinae*, *Alyssinae*, *Heliophileae*, *Thlaspidinae* und *Capsellinae*. Bei den *Sisymbriinae*, *Erysiminae*, *Isatidinae* sind mediane und laterale Drüsen stets zu einem Ring miteinander verschmolzen, bei den *Cardamininae*, *Lepidiinae* und *Brassiceae* stets frei, bei den *Arabidinae* kommen beide Verhältnisse vor.

Bei den wahrscheinlich phylogenetisch ältesten Formen, den *Thelypodieae* und *Cremolobeae*, finden wir die Honigdrüsen stets sehr mächtig entwickelt und den ganzen Blütenboden mehr oder minder bedeckend. Auch bei den den *Thelypodieae* zunächst stehenden *Arabideae* sind fast ausnahmslos mediane und laterale Drüsen vorhanden und meist noch zu einem geschlossenen Ring verschmolzen. Bei den abgeleiteten Gruppen und Formen kann man dann eine immer weitergehende Reduktion der Honigdrüsen beobachten, so besonders bei gewissen Alysseen, bei den Heliophileen und vor allem bei den Lepidieen, besonders bei *Iberis* und verwandten Gattungen.

Wenn man die Honigdrüsen eingehend studiert hat, wird man stets abweichende Fälle unter Berücksichtigung der übrigen Merkmale richtig unterzubringen wissen, dies gilt sowohl von den Honigdrüsen wie auch von allen übrigen Merkmalen, eine einseitige Heranziehung eines einzigen bestimmten Merkmales zur Systematik kann nie zu einer natürlichen Gruppierung führen.

In letzter Zeit hat Villani (2) versucht, das Verhalten der Honigdrüsen in ein bestimmtes Schema zu bringen, doch ist seine Durchführung dieses Gedankens ein jedes entwicklungsgeschichtlichen Gedankens entbehrendes künstliches Schematisieren.

4. Die Frucht.

a. Gestalt und Öffnungsweise der Frucht.

Die dem Fruchtbau entnommenen Merkmale, die schon die ältesten Autoren zur Abgrenzung der Gattungen herangezogen haben, bleiben auch heute noch die wichtigsten für die Systematik

der Cruciferen, freilich in anderem Sinne als damals. Die alte Einteilung in *Siliquosae*, *Siliculosae*, *Nucamentosae* und *Lomentaceae* muß einmal endgiltig aufgegeben werden. Die Unzulänglichkeit dieser Merkmale haben ja schon viele der älteren Autoren erkannt und so haben z. B. Bentham und Hooker die die *Siliquosae* mit den latisepten Siliculosen, Decaisne und Maout die *Siliculosae* und *Nucamentaceae* miteinander vereinigt. Am weitesten in der Verwerfung der der Fruchtform entnommenen Merkmale ging wohl Prantl (2), der dieselben überhaupt nur zur Abgrenzung von Gattungen, aber nicht von Subtribus anwendete.

Dafür, daß *Siliquosae* und *Siliculosae* nicht getrennt werden dürfen, ist ja *Roripa* schon lange als klassisches Beispiel bekannt; aber auch in anderen Gattungen finden sich oft schoten- und schötchentragende Arten, so bei *Arabis* (*A. cochinensis* hat eigentlich Schötchen), *Heliophila*, *Stenopetalum*.

Der Öffnungsmechanismus der Frucht ist ein ausgesprochenes Anpassungsmerkmal an die Samenverbreitung und schon aus diesem Grunde systematisch von geringem Wert; ein- oder wenigsamige Früchte bleiben in der Regel geschlossen, vielsamige öffnen sich durch Ablösung der Klappen oder zerfallen in einzelne Glieder. Fast in jeder Entwicklungsreihe finden wir abgeleitete Formen mit geschlossen bleibenden Früchten, es sei hier nur auf *Neslia* unter den *Capsellinae*, *Clypeola* unter den *Alyssinae*, *Biscutella* unter den *Lepidiinae* hingewiesen. In der Gattung *Raphanus* hat *R. Raphanistrum* in Glieder zerfallende, der vielleicht nur eine Kulturform des letzteren darstellende *R. sativus* geschlossen bleibende Früchte. Bei zahlreichen Aethionemaarten (vergl. Solms 2) und bei *Cardamine chenopodiifolia* finden sich sogar aufspringende und Schließfrüchte auf derselben Pflanze.

Die Frucht der Cruciferen wird bekanntlich aus zwei Fruchtblättern mit marginaler Placentation gebildet, die Scheidewand entsteht erst sekundär durch Verwachsung von von den Placenten ausgehenden Leisten. [Vergl. Eichler (1) und Hannig (1).] Das Septum ist auch bei einsamigen Früchten bez. Fruchtgliedern oft vorhanden und als glänzendes Häutchen an der einen Fruchtwand erkennbar, doch kommen auch Fälle vor, wo das Septum in der reifen Frucht fehlt, wie bei *Crambe*, *Calepina*, *Peltaria* u. a. Auch für diese Fälle wird aber von Hannig (1) nachgewiesen, daß das Septum ursprünglich angelegt wird.

Es bestehen bekanntlich über den Fruchtbau der Cruciferen auch andere Ansichten. Nach Klein (1) bestände die Fruchtanlage der Cruciferen aus vier Carpellen, zwei transversalen, die zur vollständigen Ausbildung gelangen, und zwei medianen, die zur Scheidewand werden. Auch Chodat und Lendner (1) nehmen an, daß der Fruchtknoten der Cruciferen aus vier Fruchtblättern gebildet sei, von denen zwei fertil wären und die Placenten bilden, und zwei steril nnd die Klappen darstellen. Nach Lignier (1) wären allerdings nur zwei Carpelle vorhanden, von denen aber jedes dreilappig wäre, von welchen Lappen nur die mittleren fertil und miteinander zur Scheidewand verwachsen wären. Auf die ganz sonder-

bare Theorie Martels (1) will ich hier nicht näher eingehen. Es scheint, daß es nach den eingehenden Untersuchungen Hannigs (1) über den Gefäßbündelverlauf an normalen und an abnormen tricarpellären Früchten als feststehend angesehen werden kann, daß Eichlers Ansicht, daß die Frucht der Cruciferen aus zwei Carpiden gebildet wird, die richtige ist. Eine weitere Stütze für diese Ansicht ist die, daß bei aus vier Fruchtblättern gebildete Fruchtknoten, wie er z. B. bei *Draba (Holargidium) Kusnezowii* und bei einigen Roripa- (Tetrapoma-) Arten vorkommt, das zweite Paar Fruchtblätter nicht aus dem verbreiterten Replum mit den Plazenten entsteht, wie dies, falls Chodats und Lendners Ansicht die richtige wäre, zu erwarten stände, sondern es tritt dann ein vierteiliges, die Plazenten tragendes Replum neben den vier Fruchtklappen auf. (Vergl. Solms 1.) Andrerseits muß zugegeben werden, daß der von Gerber (1) an mißbildeten Schötchen von *Lepidium Villarii* beobachtete Befund wieder für die Richtigkeit der Chodatschen Auffassung spricht.

Was nun die systematisch verwendbaren Fruchtmerkmale betrifft, so ist vor allem die auffallende Schnabelbildung bei den ganzen *Brassiceae* in erster Linie hervorzuheben. Bei den Gattungen dieser Gruppe reichen nämlich die Fruchtklappen nicht bis zur Spitze der Frucht, sondern diese setzt sich noch über die Klappen hinaus in einen hohlen, samentragenden Teil fort. Dieser samenbergende Fruchtschnabel ist bei den *Raphaninae* noch viel mächtiger ausgebildet und tritt als „Stylarteil" der Frucht meist gegenüber dem mehr oder minder reduzierten „Valvarteil" stark in den Vordergrund. Bei den *Vellinae* ist dieser Stylarteil ebenfalls deutlich entwickelt, aber stark zusammengedrückt und samenlos und stellt so einen mehr oder minder deutlich zweischneidigen Schnabel dar, der einer Fortsetzung des Septums über die Fruchtklappen nicht unähnlich sieht und von den älteren Autoren auch als solche angesprochen wurde (Vella silicula valvulis dissepimento dimidio brevioribus bei Willdenow [1]). Näheres über diese Schnabelbildung der *Brassiceae* insbesondere bei Pomel (1) und Solms (3), sowie im speziellen Teile der vorliegenden Arbeit. Hier sei nur hervorgehoben, daß eine ausgesprochene Gliederung der Frucht in einen Stylar- und Valvarteil sich nur bei den Brassiceen findet und daß es ganz unnatürlich ist, wenn man die Gattungen *Erucaria* und *Cakile*, die dieses Merkmal sehr schön ausgeprägt aufweisen, wegen abweichenden Lagerung der Kotyledonen aus dieser Gruppe ausschließt.

Für ein zweites phylogenetisch sehr wichtiges Merkmal halte ich die seitliche Zusammendrückung der Frucht und die damit in Zusammenhang stehende starke Wölbung der Klappen, die sich bis zur kahnförmigen Gestalt und Flügelbildung am Rücken steigern kann. Es unterliegt, glaube ich, gar keinem Zweifel. daß die weitaus größte Mehrzahl[1]) der „angustisepten Siliculosen" unter-

[1]) Auszuschließen sind z. B. die zu den *Brassiceae* gehörigen Gattungen *Psychine* und *Schouwia*, die zu den *Moricandiinae* gehörigen Gattungen *Syrenopsis*, ferner *Isatis* und Verwandte.

einander in einem nahen verwandtschaftlichen Verhältnisse stehen. Doch muß man das Verhältnis der Länge zur Breite der Frucht hierbei unbedingt außeracht lassen. Die Frucht von *Andrzeiowskia* z. B. ist unbedingt ein angustiseptes Schötchen wie bei *Lepidium* und *Thlaspi*, obwohl sie mehr als fünfmal so lang als breit ist, und *Andrzeiowskia* gehört zu den *Lepidieae* und gewiß nicht zu den *Sysimbriinae*, wohin sie bisher von der Mehrzahl der Autoren gestellt wurde. Nur bei diesen angustisepten Früchten kommt es vor, daß die Klappen nach vorn zu ausgesackt und die Früchte also an der Spitze ausgerandet sind.

Andere mehr oder minder gut systematisch verwendbare Fruchtmerkmale sind: Zahl der Samen in jedem Fruchtfach, Verhältnis der Länge zur Breite, Ein- und Mehrfächerigkeit, Nervatur der Klappen, und endlich auch die Öffnungsweise der Frucht, doch sind alle diese Merkmale nur mit Vorsicht anzuwenden. So kommen bekanntlich bei *Aethionema* einsamige einfächerige und mehrsamige zweifächerige Früchte auf derselben Pflanze vor; in der Gattung *Roripa* haben einige Arten im Verhältnis zur Breite lange Früchte („Schoten"), andere fast kugelige („Schötchen"); bei *Conringia* hat *C. orientalis* dreinervige, *C. austriaca* fünfnervige Fruchtklappen. Und daß der Öffnungsmechanismus der Frucht als ein ausgesprochenes Anpassungsmerkmal gewiß nicht zur Abgrenzung höherer systematischer Einheiten verwendet werden darf, wurde bereits oben hervorgehoben.

b. Gestalt der Narbe.

Das Merkmal der Gestalt der Narbe wurde von Prantl (2) bei seinem Cruciferensystem stark in den Vordergrund gestellt und zwar mit gutem Erfolge. Die Gruppen der *Heliophileae, Schizopetaleae* und *Cremolobeae* sind durch das Merkmal der kugeligen Narbe gut charakterisiert, und ähnliches gilt auch von der Gruppe der *Thelypodieae*. Doch ist auch bei diesem Merkmale Vorsicht am Platze und darf selbes nicht einseitig angewendet werden. So zeigt *Macropodium* trotz seiner schwach zweilappigen Narbe so viele Beziehungen zu manchen *Thelypodieae (Stanleya, Warea)*, daß ihre Zugehörigkeit zu dieser Gruppe sehr wahrscheinlich dünkt. Bei *Sisymbrium* und gewiß auch in anderen Gattungen haben einige Arten kugelige, andere zweilappige Narben, und doch darf man wegen dieses Merkmales die Arten nicht einmal generisch voneinander trennen. Immerhin kann man sagen, daß im allgemeinen phylogenetisch alte Typen in der Regel kugelige Narben aufweisen und daß, wie gesagt, speziell die Tribus der *Schizopetaleae* und *Heliophileae* durch dieses Merkmal ausgezeichnet sind. Villanis (1) neuerdings unternommener Versuch, die Narbenformen der Cruciferen in ein System zu bringen, ist künstlich und schon aus dem Grunde verfehlt, weil er die Narbe der Cruciferen auf die Narbe der Papaveraceen zurückführen will, von denen erstere gewiß nicht direkt abstammen.

c. Anatomischer Bau der Scheidewand.

Ebenfalls Prantl (2) war es, der die Richtung der Teilungswände in den Epidermiszellen des Septums als systematisches Einteilungsprinzip anwendete. Doch ist die parallele Stellung derselben nur ein spezieller Fall in der großen Mannigfaltigkeit, die diese Epidermiszellen in Form, Richtung, Dicke der Zellwand etc. uns bieten. In zahlreichen Fällen läßt sich der bei Untersuchung dieser Epidermiszellen gewonnene Befund mit den Ergebnissen sonstiger systematischer Erwägungen in Einklang bringen; bei nahverwandten Gattungen zeigt auch das Zellnetz des Septums eine oft sehr große Übereinstimmung. In anderen Fällen hingegen zeigen wieder anscheinend nahverwandte Genera einen auffallend abweichenden Bau der Septum-Epidermis. Ob diese Abweichung ein Fingerzeig dafür ist, daß diese Genera doch nicht so nahe miteinander verwandt sind als es den Anschein hat, oder ob trotz dieser Verschiedenheit doch eine Verwandtschaft besteht, kann nur im einzelnen Falle bei eingehender Berücksichtigung aller übrigen Merkmale entschieden werden.

d. Das Gynophor.

Während bei den nahe verwandten Capparidaceen die Ausbildung eines deutlichen Gynophors zur Regel gehört, tritt bei den Cruciferen ein solches selten auf. Ein bis über 1 cm langes Gynophor zeigen nur die Gattungen *Stanleya*, *Warea*, *Caulanthus* und *Macropodium*, ferner *Hesperis* und *Savignya;* ein kurzes Gynophor von 1—3 mm Länge ist häufiger anzutreffen, so bei *Thelypodium*, *Streptanthus*, *Caulanthus*, *Cremolobus*, *Menonvillea*, *Hexaptera*, *Decaptera* und *Diplotaxis*. Es liegt nun der Gedanke nahe, daß die mit deutlichem Gynophor versehenen Gattungen phylogenetisch alte Typen darstellen, die noch Anklänge an die Capparidaceen aufweisen, und tatsächlich müssen wir auch einige der oben erwähnten Gattungen als die ältesten Typen unter den Cruciferen ansehen. Die mit kurzem Gynophor versehenen Gattungen *Caulanthus*, *Streptanthus* und *Thelypodium* schließen sich eng an diese an. Auch die oben genannten schötchenfrüchtigen Gattungen *Cremolobus*, *Menonvillea*, *Hexaptera* und *Decaptera* sind, wie schon Prantl (2) gezeigt hat, nahe untereinander verwandt und vermutlich ebenfalls alte Typen. Im allgemeinen scheint also die Ausbildung eines Gynophors ein sehr wichtiges phyletisches Merkmal darzustellen. Daß ab und zu auch bei abgeleiteten Formen, wie bei *Lunaria*, *Diplotaxis* oder *Savignya*, ein Gynophor ausgebildet ist, ist weder ein Gegenbeweis gegen diese Annahme, noch überhaupt etwas besonders auffallendes, da ja Rückschläge in jedem Merkmal einmal auftreten können.

5. **Der Samen.**

Seit De Candolle zum erstenmale auf der Lage und Stellung der Kotyledonen und des Würzelchens sein Cruciferensystem auf-

gebaut hatte, ist bis auf Prantl kein Cruciferensystem erschienen, das auf diese Merkmale nicht mehr oder minder Rücksicht genommen hat. War es doch De Candolle tatsächlich gelungen, vielfach augenscheinlich nahverwandte Gattungen in eine Gruppe zu vereinigen, und war es andrerseits doch ein Leichtes, auf Grund dieses Merkmales die systematische Stellung einer Gattung zu ermitteln. Bald jedoch machten sich Stimmen geltend, die sich dafür einsetzten, daß De Candolles Gruppen der *Pleurorhizae* und *Notorhizae*, teils wegen des Auftretens von pleurorhizen und notorhizen Samen bei ein und derselben Art, teils wegen des Auftretens von Zwischenformen, besser in eine Gruppe zu vereinigen seien. So wurde die Gruppe der *Platylobeae* begründet, der wir zuerst bei Grenier und Godron (1), später bei Decaisne und Maout (1), Neilreich (1), Pomel (1, 2), Fournier (1) und Wettstein (1) begegnen.

Tatsächlich wurde ein Schwanken der Embryolage zwischen *Pleurorhizie* und *Notorhizie* schon bei zahlreichen Cruciferengattungen nachgewiesen, so bei *Aethionema*, *Anastática*, *Biscutella*, *Cakile*, *Cardamine*, *Capsella*, *Cheiranthus*, *Clypeola*, *Cochlearia*, *Dilophia*, *Erucaria*, *Erysimum*, *Hutchinsia*, *Hesperis*, *Isatis*, *Kernera*, *Koniga*, *Lepidium*, *Malcolmia*, *Matthiola*, *Moriera*, *Ochthodium*, *Petrocallis*, *Porphyrocodon*, *Sisymbrium*, *Stroganovia*, *Stubendorffia*, *Taphrospermum*, *Thelypodium*, *Warea*.

Aber nicht allein zwischen nothorhizer und pleurorhizer Embryolage gibt es keine scharfen Grenzen, sondern selbst die für die Gruppe der *Brassiceae* im weitesten Sinne so charakteristische und anscheinend so markante Orthoplocie ist von der notorhizen Embryolage nicht scharf geschieden. Solche Embryonen, die eine Zwischenstellung zwischen notorhizer und orthoplocer Stellung einnehmen, zeigen z. B. *Ammosperma*, *Myagrum*, *Conringia*, *Malcolmia*. Bei *Erucaria* endlich finden sich neben spiroloben auch notorhize Samen.

Wenn es trotz aller dieser erwähnten Fälle De Candolle doch gelungen ist, auf Grund des Merkmales der Embryolage ein nicht ganz unnatürliches System zu schaffen, so liegt dies darin, daß die meisten dieser Varianten Ausnahmsfälle sind und es, worauf schon Beck (1) hingewiesen hat, in den meisten Fällen bei Untersuchung einer genügenden Zahl von Samen leicht ist, festzustellen, welchem Typus die betreffende Pflanze angehört. Und daß der Embryolage ein gewisser systematischer Wert beizumessen ist, ist ja sicher, es sei hier nur auf die fast konstante Orthoplocie bei den *Brassiceae*, auf die Diplecolobie der *Heliophileae* hingewiesen. Ja selbst die notorhize und pleurohize Embryolage sind vielfach konstant. Andrerseits aber gibt es auch wieder stark abweichende Ausnahmefälle. So gehören die Gattungen *Cakile* und *Erucaria* auf Grund aller übrigen Merkmale, insbesondere Fruchtbau und Honigdrüsen, unzweifelhaft zu den *Brassiceae*, und doch hat erstere platylobe, letztere spirolobe Samen, während allen übrigen Brassiceen die orthoploce Embryolage eigentümlich ist.

Daß bei der Beurteilung der systematischen Stellung einer Gattung auf Grund der Embryolage Vorsicht nötig ist, geht schon

daraus hervor, daß die definitive Stellung der Keimblätter und des Würzelchens erst kurz vor der Reife erreicht wird, wie Hegelmaier (1) und Hannig (2) nachgewiesen haben. Andrerseits hat aber Hannig (2) nachgewiesen, daß die Embryolage in erster Linie von dem Größenverhältnis der Keimblätter zum Embryosack abhängig ist. Und gerade hieraus lassen sich auch manche Abweichungen erklären. Die Orthoplocie z. B. entsteht dadurch, daß die Kotyledonen im Verhältnis zum Embryosack zu breit sind und sich demnach der Länge nach falten müssen; sind sie jedoch, wie dies bei einem Halophyten wie *Cakile* nicht Wunder nehmen darf, zu dick, um sich leicht falten zu lassen, sind sie genötigt, eine entsprechende Drehung in die Längsrichtung des Samens durchzumachen, um entsprechend Raum zu finden, und dies führt dann zur pleurorhizen Stellung.

Prinzipien einer phylogenetischen Systematik, speziell bei den Cruciferen.

Ein System, das ein wahrhaft natürliches sein soll, das mehr sein soll als ein bloßes willkürliches Aneinanderreihen ähnlicher Formen nach einem bestimmten Schema, kann nur ein solches sein, das auf der phylogenetischen Entwicklung der ganzen Gruppe aufgebaut ist. Denn jedes andere System, das einzig und allein eine Gruppierung der Elemente auf Grund bestimmter Merkmale, und seien sie noch so gutgewählt, ohne Rücksicht auf die phylogenetischen Beziehungen derselben zueinander vornimmt, ist und bleibt ein künstliches. Wir müssen die systematischen Einheiten nach Möglichkeit so aneinanderreihen, wie sie sich auseinander entwickelt haben, bez. solche in eine Gruppe vereinen, die von einer gemeinsamen Stammform abstammen. Wir müssen jene Einheiten, die die ursprünglichsten sind, an die Spitze des Systems stellen und die anderen in der Reihenfolge, wie sie sich aus ihnen entwickelt haben, an sie anreihen.

Den wahren Entwicklungsgang einer solchen Gruppe, wie die Cruciferen es sind, zu ergründen, ist eine Unmöglichkeit. Der Zeitraum, der seit dem ersten Auftreten von Cruciferen, wahrscheinlich in der Kreidezeit, bis heute verflossen ist, zählt nach Jahrmillionen, und so ist es natürlich, daß nicht nur Niemand Zeuge dieses Entwicklungsganges sein konnte, sondern auch, daß es unmöglich ist, durch etwaige Experimente und Kulturversuche diesen Entwicklungsgang in abgekürzter Weise zu wiederholen. Wir sind daher stets nur auf Mutmaßungen angewiesen und können uns nur bei jeder Form die Frage stellen: Ist es möglich, daß diese Form sich aus jener entwickelt hat und auf welche Weise? Oder läßt sie sich mit jener auf eine mutmaßliche gemeinsame Stammform zurückführen oder nicht? Und so können wir dann schrittweise zu einem System kommen, das den wirklichen Ent-

wicklungsgang der betreffenden Gruppe mehr oder minder genau wiedergibt. Eins darf dabei noch nicht aus dem Auge gelassen werden, nämlich der Umstand, daß wir gezwungen sind, die einzelnen Einheiten in linearer Reihenfolge aneinander zu reihen, während im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich Fortentwicklungen aus derselben Stammform in den verschiedensten Richtungen ausgebildet haben können.

Um innerhalb einer Familie die ältesten Typen festzustellen, ist es vor allem nötig, den Ursprung der Familie selbst zu kennen. Bei den Cruciferen besteht nun diesenfalls gar kein Zweifel, sie sind unbedingt von den Capparidaceen abzuleiten. Daß auch zu den Papaveraceen verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, ist ja zweifellos, doch sind selbe keineswegs so enge, als man vielleicht anzunehmen geneigt wäre. Zwischen den den Cruciferen zunächst stehenden Papaveraceen, den Gattungen *Chelidonium* und *Glaucium*, und jenen selbst klafft noch eine weite Kluft. Anders bei Cruciferen und Capparidaceen. Zwischen den *Capparidaceae-Cleomeae* und den *Cruciferae-Thelypodieae* besteht überhaupt kein solcher Unterschied mehr, daß es gerechtfertigt wäre, diese beiden Triben in verschiedene Familien zu stellen. Der einzige Unterschied zwischen gewissen Cleomearten und *Stanleya* besteht darin, daß erstere einen intrastaminalen exzentrisch gelegenen Diskus aufweisen, also eine Neigung zur Zygomorphie haben, sonst stimmen sie beide in allen Merkmalen, auch im Habitus, miteinander überein. Die Frage, ob die Capparidaceen von den Cruciferen oder die Cruciferen von den Capparidaceen abzuleiten seien, ist leicht. Die Capparidaceen sind eine in den Tropen weitverbreitete Familie, die Cruciferen sind der Hauptsache nach auf die temperierte Zone beschränkt, was gewiß für das höhere Alter der ersteren spricht. Bei den Cruciferen herrscht eine große Gleichmäßigkeit im Blütenbau, nicht so bei den Capparidaceen, wo wir besonders in der Zahl der Glieder des Androeciums und Gynaeciums eine große Variabilität finden, oft eine starke Vermehrung derselben, die sich nicht immer bloß auf Spaltungen zurückführen läßt. In der großen Zahl der Blütentypen unter den Capparidaceen finden wir auch den wieder, der uns bei den Cruciferen in strenger Regelmäßigkeit wieder begegnet. Dieser „Cleome"-Typus ist aber keineswegs ein ursprünglicher, denn es dürfte sehr schwer fallen, aus dem Cruciferen- oder Cleome-Diagramm das von *Capparis*, *Cratacoa* oder *Polanisia* abzuleiten. Bei den *Rhoeadales* ist gewiß die Vielmännigkeit gerade so ein ursprüngliches Merkmal wie bei den so nah verwandten *Polycarpicae*. Der Cleometypus, speziell der der tetrandischen Cleomearten, ist ein reduzierter Typus, aus dem sich dann sowohl die hexandrischen Cleomearten als auch die Cruciferen weiter entwickelt haben. Die Cruciferen sind demnach nichts anderes als ein bestimmter Typus der Capparidaceen, der sich dann allerdings selbständig zu einem großen Formenkreise weiter entwickelt hat. Für die Trennung der Cruciferen von den Capparidaceen spricht vielmehr die Zweckmäßigkeit als ein anderer Grund, denn eine scharfe Grenze zwischen beiden Familien gibt es ebensowenig,

wie zwischen Ranunculaceen und Berberidaceen, Verbenaceen und Labiaten etc.

Wir haben demnach die ältesten Cruciferentypen in jenen zu suchen, die den Capparidaceen am nächsten stehen, und das sind zweifellos die *Thelypodieae*, speziell der Gattungen *Stanleya*, *Warea* und *Macropodium*. Von diesen müssen wir die übrigen Typen abzuleiten trachten.

Die charakteristischen Merkmale dieser Genera sind: Langes Gynophor wie bei den Capparidaceen, die einfachste Fruchtform der Cruciferen, die zweiklappig aufspringende Schote, eine ringsum gleichmäßig ausgebildete Narbe, mächtig entwickelte, den ganzen Blütenboden bedeckende Honigdrüsen, flache Kotyledonen. Diese Merkmale sind demnach ursprüngliche; abweichende wie andersgestaltete Früchte, zweilappige Narbe, fehlendes Gynophor, gefaltete Kotyledonen, mehr reduzierte Honigdrüsen, sind demnach abgeleitete Merkmale.

Schon unter den *Thelypodiae* sehen wir eine immer zunehmende Reduktion des Gynophors, so daß zwischen den vorgeschrittensten Typen dieser Gruppe, *Schoenocrambe*, *Thelypodium*, der Übergang zu den *Sysimbriinae* und damit zu den *Arabideae* leicht gegeben ist. Innerhalb dieser Gruppe finden sich dann Parallelreihen mit anders lokalisierten Myrosinzellen *(Arabidinae)* und schließlich Typen mit abweichenden Fruchtformen *(Parlatoriinae)*, die zwanglos zu den schließfruchtigen *Isatidinae* und *Buniadinae* hinüberleiten. Von den *Arabideae* lassen sich wieder leicht die durch starke Reduktion der Honigdrüsen ausgezeichneten *Alysseae*, speziell die *Hesperidinae*, ableiten, von welchen eine ziemlich ununterbrochene Entwicklungsreihe zu Formen mit hoch spezialisierten Fruchtformen (*Alyssinae*, *Euclidiinae*) leitet. Auch die eigenartigen *Brassiceae* sind höchstwahrscheinlich von den *Arabideae* abzuleiten. Schwieriger ist die Frage nach Ableitung der *Lepidieae*. In dieser Gruppe fehlen Gattungen mit einfachen ursprünglichen Fruchtformen und selbst ihre tiefstehenden Formen haben schon verhältnismäßig kompliziert gebaute Früchte. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß auch sie ihren Anschluß bei den *Arabideae* findet.

Ein weiterer Zweig, der sich jedenfalls direkt von den *Thelypodieae* herleitet, aber durch andere Behaarung, Mangel eines Gynophors und stark reduzierte Honigdrüsen unterscheidet, sind die *Schizopetaleae*. Die *Cremolobeae* setzen gleichwie die *Lepidieae* sofort mit Formen mit hochspezialisiertem Fruchtbau ein, doch ist ihre direkte Abstammung von den *Thelypodieae* auf Grund ihres Blütenbaues zweifellos; die Bindeglieder zwischen beiden scheinen ausgestorben zu sein. Ganz isoliert stehen die südafrikanischen Tribus der *Heliophileae* und *Chamireae;* erstere weisen aber doch noch ziemlich ursprüngliche Formen auf, die eine Verwandtschaft mit den *Thelypodieae* erkennen lassen. Die höchst eigenartigen *Chamireae* lassen sich vielleicht von den *Brassiceae* ableiten.

Die Tribus, Subtribus und Gattungen der Cruciferen.

I. Tribus: Thelypodieae.

Prantl in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. p. 154, 155, pro parte.

Früchte eine längliche bis lineale, meist flache, zweiklappig aufspringende Schote mit breiter Scheidewand, die von einem kurzen oder bis über 2 cm langen Gynophor getragen wird. Narbe ringsum gleichmäßig entwickelt und mehr oder minder kugelig, seltener seicht zweilappig. Keimblätter flach, Keimling noto- oder pleurorhiz. Honigdrüsen mächtig entwickelt, fast den ganzen Blütenboden einnehmend, entweder laterale und mediane vorhanden und zu einem Ring verschmolzen, oder die medianen fehlend und die lateralen einen breiten Fortsatz gegen die langen Staubblätter hin entsendend. Blütenstand auch während des Aufblühens verlängert traubig, nicht doldig. Haare einfach oder fehlend. Myrosinzellen im Mesophyll der Blätter.

Diese Gruppe weist in jeder Beziehung die einfachsten und ursprünglichsten Verhältnisse auf. Das bei *Stanleya*, *Warea* und *Macropodium* mächtig entwickelte Gynophor weist auf nahe Beziehungen zu den Capparidaceen, speziell zu *Cleome* und den nächstverwandten Gattungen hin, von welchen sie sich nur durch das Fehlen eines exzentrischen Diskus unterscheiden. Auch die die Blumenkrone weit überragenden Staubblätter bei *Stanleya* und *Macropodium* erinnern an die Capparidaceen. Die Honigdrüsen sind sehr mächtig entwickelt und bedecken fast den ganzen Blütenboden. Die Frucht, eine lange zweiklappig aufspringende Schote, stellt den einfachsten Typus der Cruciferenfrucht dar, von der sich alle übrigen in dieser Familie auftretenden Fruchtformen zwanglos ableiten lassen und wie er sich auch bei den nahverwandten Familien der Papaveraceen und Capparidaceen findet. Der Blütenstand ist einfach traubig, ohne noch die bei den Cruciferen sonst so typische Verkürzung zur Doldentraube oder Dolde zu zeigen. Die Blattform ist vielfach sehr einfach. Die Gattungen bewohnen Nordamerika und Zentralasien, beides Gebiete, die für die Erhaltung alter Typen günstig gelegen sind.

Die von Prantl hierher gezogenen Gattungen *Nothotlaspi* und *Pringlea* sind aus dieser Tribus auszuschließen, erstere erweist sich durch die hoch angepaßte Fruchtform und die Reduktion der Honigdrüsen, letztere durch das Fehlen der Petalen, das mangelnde Septum und die auf sechs isolierte kleine Drüsen reduzierten Honigdrüsen als abgeleitete Form; beide Gattungen ermangeln auch des Gynophors. Hingegen ist die von Prantl wegen der seicht zweilappigen Narbe zu den *Turritinae* gestellte Gattung *Macropodium* gewiß hierher zu ziehen und mit *Stanleya* und *Warea* zunächst verwandt.

1. Stanleya.

Nutall, The Genera of North. Americ. plants II. 1818. p. 21.

Kelchblätter abstehend, lang genagelt, mit linealer Platte, gelb. Staubblätter fast gleichlang, weit aus der Blüte herausragend. Laterale Honigdrüsen einen die Basis der kurzen Staubblätter umgebenden, an der Innen- und Außenseite eingebuchteten Ring darstellend, mit den dreieckigen, außen zwischen den langen Staubblättern stehenden medianen Drüsen zu einem wulstigen Ring verbunden (Taf. VIII, Fig. 1 b). Narbe kugelig. Fruchtknoten lineal, auf langem Gynophor. Frucht (Taf. VIII, Fig. 1 a) eine lineale, zwischen den Samen leicht eingebuchtete Schote mit undeutlich nervigen Klappen, auf bis 10 mm langem Gynophor. Epidermiszellen des Septums axial gestreckt, parallel, mit welligen Wänden. Samen eiförmig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll.

Ausdauernde hochwüchsige Pflanzen mit in verlängerten Trauben stehenden Blüten und fiederteiligen Blättern. Westliches Nordamerika.

Stanleya weist unter allen Cruciferen die größte Ähnlichkeit mit gewissen Capparidaceen und eine Reihe sehr ursprünglicher Merkmale auf. Das lange Gynophor, die fast gleichlangen, aus der Blüte weit herausragenden Staubblätter, die fiederspaltigen Blätter erinnern, wie der ganze Habitus der Pflanze, der von dem gewohnten Bilde der Cruciferen sehr abweicht, an die Capparidaceen; die mächtige Entwicklung der Honigdrüsen, die einfache Fruchtform, der rückenwurzelige Keimling sind durchwegs Merkmale, die bei den Cruciferen als ursprüngliche anzusehen sind, so daß wir wohl mit Recht in *Stanleya* eine der ältesten und ursprünglichsten Cruciferentypen erblicken dürfen.

2. Warea.

Nutall in Journ. Acad. Philad. VII. 1834. 83. T. 10.

Kelchblätter abstehend. Kronblätter mit rundlicher Platte, weiß oder rosenrot. Staubblätter deutlich viermächtig, weit aus der Blüte herausragend. Laterale Honigdrüsen an der Außenseite der kurzen Staubblätter getrennt, an der Innenseite miteinander verschmolzen und eingebuchtet, mit dem dreieckigen, außen zwischen den langen Staubblättern stehenden breit verbunden (Taf. VIII, Fig. 2 b). Narbe seicht zweilappig. Frucht (Taf. VIII, Fig. 2 a) eine lineale Schote mit zarten einnervigen Klappen auf fast gleichlangem Gynophor. Epidermiszellen des Septums (Taf. VIII, Fig 2 c) axial gestreckt, parallel, mit welligen Wänden. Keimblätter flach, Keimling schief rücken- bis fast seitenwurzelig.

Einjährige Kräuter mit ungeteilten sitzenden Blättern in einfachen, ebensträußigen Trauben stehenden Blüten und hängenden Früchten. Florida.

Diese Gattung steht der vorigen in allen Merkmalen sehr nahe und ist zweifellos mit ihr zunächst verwandt.

3. Macropodium.

R. Brown in Aiton. Hortus Kewensis. Ed. 2. VI. 1812. p. 108.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lineal-keilig, weiß, mit undeutlichem Nagel. Staubblätter lang, aus der Blumenkrone herausragend. Mediane Honigdrüsen fehlend, laterale frei, mächtig entwickelt, die kurzen Staubfäden an der Basis ringförmig umschließend und gegen die langen Staubblätter einen diese außen umgreifenden wulstigen Fortsatz entsendend[1]) (Taf. VIII, Fig. 3 b). Frucht (Taf. VIII, Fig. 3 a) eine breite flachgedrückte Schote mit flachen, einnervigen und netzaderigen Klappen, auf bis über 12 mm langem Gynophor, hängend. Narbe sitzend, sehr klein, schwach zweilappig. Epidermiszellen des Septums (Taf. VIII, Fig. 3 c) etwas axial gestreckt, ziemlich parallel, mit flachen Wänden. Samen flach, linsenförmig, einreihig, Keimling seitenwurzelig, Eiweißschläuche an dem mir vorliegenden Materiale nicht nachweisbar, an den Leitbündeln wohl sicher fehlend.

Ausdauernde Pflanze mit kahlen ungeteilten Blättern und in einfachen verlängerten Trauben stehenden, kurz gestielten Blüten. Altai.

Es ist merkwürdig, daß die systematische Stellung dieser Gattung, die zweifellos eine der ältesten Cruciferentypen darstellt, bisher stets verkannt wurde. Baillon (1) stellt sie in die Nähe von *Cardamine* und *Leavenworthia*, Prantl (2) neben *Arabis*, und nur Bentham und Hooker (1) neben *Streptanthus* und *Thelypodium*. Eine direkte Verwandtschaft von *Macropodium* mit einer anderen Cruciferengattung läßt sich überhaupt nicht nachweisen; am nächsten steht es unzweifelhaft *Stanleya* und *Warea*. Es ist unzweifelhaft ein altes Relict, das sich allein von den verwandten Formen bis auf unsere Tage erhalten hat. Sollte sich späterhin erweisen, daß bei *Macropodium* die Myrosinzellen anders lokalisiert sind als bei den übrigen *Thelypodieae*, wäre sie in eine eigene Subtribus dieser Tribus zu stellen.

4. Streptanthus.

Nuttall in Journ. Acad. Philad. V. 1825. 134. T. 7.

Kelchblätter mehr oder minder gleich, meist blumenblattartig, am Grunde meist gesackt, spitz, dachig übereinanderliegend. Kronblätter lineal, mit vom Nagel nicht deutlich abgesonderter Platte, nicht gedreht (Taf. VIII, Fig. 4 d). Staubblätter aus der Blüte etwas herausragend, die längeren meist paarweise mehr oder minder hoch miteinander verwachsen, mit langzugespitzten, gekrümmten Antheren. Laterale Honigdrüsen einen die kurzen Staubblätter an der Basis umfassenden wulstigen Ring darstellend, der an der Außen- oder Innenseite oft eingebuchtet ist und jederseits einen langen, die langen Staubblätter außen umgreifenden Fortsatz aussendet (Taf. VIII, Fig. 4 b und 5 b). Narbe ringsum gleichmäßig ausgebildet, fast walzlich. Frucht eine lineale Schote mit flachen, einnervigen Klappen auf sehr kurzem, undeutlichen Gynophor. Samen einreihig, flach, oft berandet; Keimling seitenwurzelig. Epidermiszellen des Septums

---

[1]) Nach Günthart (2) sind solche Honigdrüsen einem geschlossenen Ring gleich zu achten. (Anm. während des Druckes.)

axial gestreckt, parallel, mit stark welligen Wänden. Myrosinschläuche im Mesophyll. Westliches Nordamerika.

Diese Gattung erweist sich durch die petaloiden Kelchblätter, die paarweise verwachsenen Staubblätter, die fehlenden medianen Honigdrüsen und das stark reduzierte Gynophor bereits als eine hochgradig abgeleitete. Mehrere Merkmale, besonders die hängenden schmalen Früchte und die stark welligen Epidermiszellen des Septums weisen auf eine nahe Verwandtschaft mit *Stanleya* und *Warea* hin, während direkte Beziehungen zu *Macropodium* nicht bestehen.

In neuester Zeit hat Greene von *Streptanthus* eine Reihe von Gattungen abgetrennt, Von diesen Gattungen sind *Mitophyllum* und *Mesoreanthus* von *Streptanthus* durch kein wesentliches Merkmal verschieden und ihre generische Abtrennung wohl kaum gerechtfertigt. Die Gattungen *Euclisia* und *Microsemia* hingegen mit ihren abweichenden Blüten verdienen ihre selbständige Stellung. Über den Wert der in allerjüngster Zeit von Greene (Leafl. Bot. Observ. I. 1906. p. 224) abgetrennten Genera *Disacanthus*, *Cartiera*, *Guillenia* und *Agianthus* konnte ich mir kein Urteil bilden.

5. **Euclisia.**

Greene in Leaflets Bot. Observ. I. 1904. p. 82.

Kelchblätter mehr oder minder gleich, blumenblattartig, spitz, dachig, übereinanderliegend, die drei oberen einander genähert, das untere entfernt, der Kelch infolgedessen mehr oder minder zweilappig. Kronblätter lineal, mit vom Nagel nicht deutlich abgesonderter Platte, meist gedreht oder wellig (Taf. VIII, Fig. 6 d). Staubblätter aus der Blüte etwas heraussragend, die beiden längeren meist paarweise mehr oder minder hoch miteinander verwachsen, mit lang zugespitzten, gekrümmten Antheren. Laterale Honigdrüsen an der Außenseite der kurzen Staubblätter, länglich dreieckig (Taf. VIII, Fig. 6 b) oder aber die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig umgebend und gegen die längeren Staubblätter einen längeren oder kürzeren Fortsatz entsendend; mediane Drüsen fehlend. Narbe ringsum gleichmäßig ausgebildet, gestutzt. Frucht eine lineale Schote mit flachen, einnervigen Klappen, auf sehr kurzem undeutlichen Gynophor. Samen einreihig, flach. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Epidermiszellen des Septums axial gestreckt, parallel, mit stark welligen Wänden. Myrosinzellen im Mesophyll. Westliches Nordamerika.

Ist mit *Streptanthus* gewiß sehr nahe verwandt. Zu *Euclisia* ist wohl auch die Gattung *Pleiocardia* zu ziehen.

6. **Microsemia.**

Greene in Leaflets Bot. Obs. Crit. I. 1904. 89.

Kelchblätter sehr ungleich, das oberste viel breiter als die übrigen, rundlich verkehrt eiförmig und fast die ganze Blüte umfassend (Taf. VIII, Fig. 7 d). Kronblätter lineal lanzettlich, flach. Staubblätter in der Blüte eingeschlossen, frei. Laterale Honigdrüsen an der Basis der kurzen Staubblätter einen wulstigen, außen offenen Ring bildend

und in der Richtung gegen die langen Staubblätter einen diese außen umfassenden Fortsatz entsendend (Taf. VIII, Fig. 7 b). Narbe ringsum gleichmäßig ausgebildet. Frucht eine lineale Schote mit flachen einnervigen Klappen auf sehr kurzem Gynophor. Epidermiszellen des Septums axial gestreckt mit welligen Wänden. Samen flach, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig, Myrosinzellen im Mesophyll. Westliches Nordamerika.

Weicht von *Streptanthus* hauptsächlich durch die ungleichen Kelchblätter ab.

7. **Schoenocrambe.**

Greene in Pittonia. III. 1896. p. 124.

Kelchblätter gleich, die seitlichen am Grunde leicht gesackt Kronblätter deutlich genagelt, mit länglicher, flacher Platte, gelb. Staubblätter frei, Antheren pfeilförmig, nicht gedreht. Laterale Honigdrüsen die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig umgebend, an der Außenseite eingebuchtet, mit den medianen zu einem geschlossenen Ring verschmolzen (Taf. VIII, Fig. 10 b). Frucht auf sehr kurzem, undeutlichem Gynophor, lineal, zweiklappig aufspringend. Epidermiszellen der Scheidewand axial gestreckt, mit geraden Wänden. Samen einreihig, kugelig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend.

Kahle Kräuter mit fiederteiligen oder ungeteilten linealen Blättern und in einfachen Trauben stehenden Blüten. Nordamerika.

Steht der folgenden Gattung sehr nahe und ist von derselben weniger durch sehr auffallende Merkmale als durch einen abweichenden, an *Stanleya* gemahnenden Habitus verschieden.

8. **Caulanthus.**

Watson, Bot. King Exped. 1871. p. 19, 27.

Kelchblätter am Grunde etwas gesackt. Kronblätter mit breitem Nagel und kurzer, wellig krauser Platte, grünlichweiß oder purpurn. Staubblätter frei, Antheren pfeilförmig, nicht gedrehlt.

Laterale Honigdrüsen um die kurzen Staubblätter einen außen etwas eingebuchteten, innen offenen Ring bildend, mediane wulstförmig die langen Staubblätter außen umgebend und einen kleinen Fortsatz zwischen sie entsendend, mit den lateralen schmal verbunden. Frucht (Taf. VIII, Fig. 8 a) eine verlängert lineale, fast stielrunde Schote mit undeutlich 1—3 nervigen Klappen, auf undeutlichem oder bis 6 mm langem Gynophor. Narbe fast sitzend, kugelig. Epidermiszellen des Septums axial gestreckt, parallel, mit geraden Wänden. Samen einreihig. Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll der Blätter. Zweijährige Arten mit in einfachen Trauben stehenden Blüten und gezähnten oder fiederteiligen Blättern. Westliches Nordamerika.

Caulanthus weist in der Ausbildung der Honigdrüsen und dem oft langen Gynophor auf verwandtschaftliche Beziehungen zu *Stanleya* und *Warea* hin.

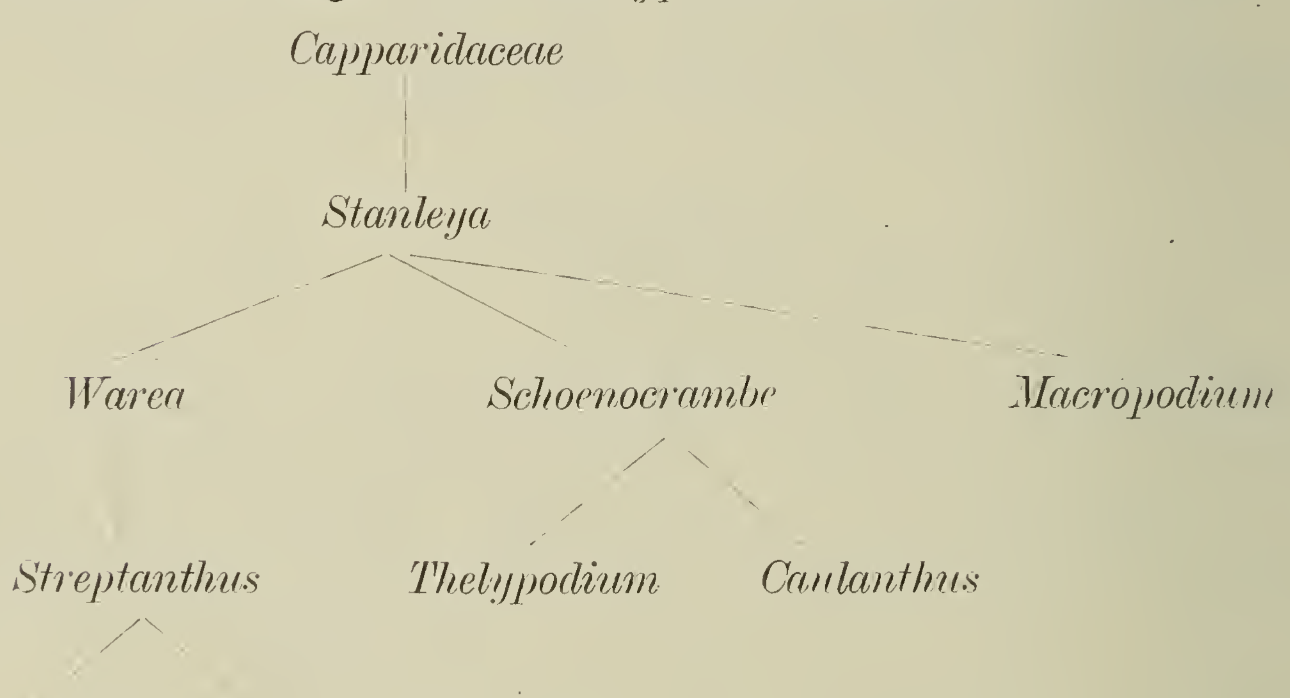
9. Thelypodium.

Endlicher, Gen. pl. 1836—40. p. 876. Pachypodium Nutt in Torr. et Gray Fl. N. Americ. I. 96, nicht Webb.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde oft etwas gesackt. Kronblätter lang und schmal, mit undeutlich abgesetztem Nagel und flacher Platte. Staubblätter mit langen, spiralig gedrehten Antheren. Laterale Honigdrüsen um die kurzen Staubblätter einen wulstigen, innen meist offenen Ring bildend, mediane wulstförmig die langen Staubblätter außen umgebend und einen kleinen Fortsatz zwischen sie entsendend, mit den lateralen breit verbunden (Taf. VIII, Fig. 9 b). Frucht (Taf. VIII, Fig. 9 a) eine lange oder kurze aufspringende Schote mit einnervigen, zwischen den Samen oft etwas vertieften Klappen auf kurzem, dicken, meist aber doch deutlichem Gynophor. Narbe kugelig oder seicht ausgerandet. Epidermiszellen des Septums axial gestreckt, parallel, mit geraden Wänden. Samen einreihig, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Nordamerika.

Diese und vorige Gattung sind miteinander sehr nahe verwandt. Zweifellos lassen sie sich von *Stanleya* bez. *Schoenocrambe* ableiten, doch bestehen auch schon deutliche Beziehungen von *Thelypodium* zu *Sisymbrium*.

Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen der *Thelypodieae* untereinander.



2. Tribus: Arabideae.

De Candolle, Systema II. 1821. 161. Erw.

Frucht meist eine längliche bis lineale zweiklappig aufspringende Schote mit breiter Scheidewand und bis zur Spitze reichenden Klappen, nur bei abgeleiteten Formen nicht aufspringend, nüßchenartig, verschieden gestaltet. Narbe in der Regel über den Plazenten

stärker entwickelt und dadurch zweilappig, selten fast kugelig. Keimblätter flach, mit dem Rücken oder der Seite anliegendem Wurzelchen, oder aber der Insertion der Keimblätter quer geknickt bis spiralig eingerollt (notorhiz, pleurorhiz, pleuroploc oder spirolob). Laterale Honigdrüsen mehr oder minder mächtig entwickelt und die Basis der kurzen Staubblätter umgebend, mediane fast ausnahmslos vorhanden (nur bei wenigen abgeleiteten Formen fehlend), außen zwischen den langen Staubblättern stehend, oft mit den lateralen zu einem geschlossenen Ring verschmolzen. Blütenstand zur Blütezeit meist deutlich doldentraubig.

Die unter dieser Gruppe zusammengefaßten Tribus der *Sisymbriinae, Erysiminae, Arabidinae* und *Cardamininae* weisen so viele Beziehungen zueinander auf, daß an ihrer wirklichen Zusammengehörigkeit kaum gezweifelt werden kann. Die nahe Verwandtschaft von *Sisymbrium* mit *Erysimum*, von *Erysimum* mit *Arabis*, von *Arabis* mit *Cardamine* wurde auch von den meisten Autoren anerkannt. Gleiche Fruchtform, platylobe Keimlinge, ähnlich gebaute Honigdrüsen sind allen gemeinsame Merkmale. Fraglicher scheint die Einbeziehung der *Isatidinae* hierher, doch bilden die *Parlatoriinae* einen deutlichen Übergang zwischen diesen und den *Arabidinae*.

Daß die als *Arabideae* zusammengefaßten Gattungen, speziell die *Sisymbriinae* und *Erysiminae*, ziemlich ursprüngliche Typen darstellen, ist wohl zweifellos. Die aufspringende Schote, die einfachste Fruchtform der Cruciferen, die platyloben, meist sogar notorhizen Keimlinge, die reich entwickelten, kaum reduzierten Honigdrüsen sind durchweg Merkmale, die auf eine verhältnismäßig niedere Organisation hinweisen. Ohne Mühe läßt sich auch die Gattung *Sisymbrium* von den *Thelypodieae*, speziell von *Thelypodium*, ableiten, von welcher Gattung es eigentlich nur durch das mangelnde Gynophor verschieden ist. Den amerikanischen Autoren sind die nahen Beziehungen, die zwischen *Thelypodium* und *Sisymbrium* bestehen, auch schon längst bekannt.

1. Subtribus: *Sisymbriinae* (Benth.-Hook.) Hayek.

Sisymbrieae Bentham et Hooker, Genera plantarum. I. 1862. p. 60. *Sisymbriinae* Prantl in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenf. III, 2. 1890. p. 154 als Subtribus der *Sinapeae*, Hayek, Flora von Steiermark. I. 1908. p. 458 als Subtribus der *Arabideae*.

Frucht eine längliche bis lineale zweiklappig aufspringende Schote mit breiter Scheidewand und bis zur Spitze reichenden Klappen, seltener ein zweiklappig aufspringendes Schötchen mit flachen oder gewölbten Klappen. Keimblätter flach mit fast stets dem Rücken anliegenden Wurzelchen. Laterale Honigdrüsen mächtig entwickelt, die Basis der kurzen Staubblätter umgebend, an der Außenseite geschlossen, mediane außen zwischen den langen Staubblättern stehend, mit den lateralen zu einem geschlossenen Ring

verschmolzen. Eiweißschläuche (soweit bekannt) chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden. Haare einfach oder ästig.

Die Gattung *Sisymbrium*, die vor allem diese Subtribus repräsentiert, stellt gewiß einen verhältnismäßig alten Typus unter den Cruciferen dar. Dafür spricht der einfache Fruchtbau, die mächtige Entwicklung der Honigdrüsen, die notorhize Keimlingslage. *Sisymbrium* ist auch eine der wenigen Gattungen, die noch deutliche Beziehungen zu den Gattungen der vorigen Tribus, speziell zu *Thelypodium* aufweist. An *Sisymbrium* schließen sich einige wenige Gattungen an, die sich von derselben nur durch geringfügige Merkmale, besonders durch andere Fruchtformen, unterscheiden und sich leicht von derselben ableiten lassen.

Die Gattung *Blennodia* ist zurzeit noch zu wenig genau bekannt, um etwas sicheres über ihre systematische Stellung aussagen zu können, doch ist ihre Zugehörigkeit zu den *Sisymbriinae* sehr wahrscheinlich.

10. Blennodia.

Rob. Brown in Sturt Exped. II. 1849. p. 67.

Kelchblätter kurz, abstehend, gleich oder die zwei äußeren an der Basis leicht gesackt. Kronblätter kurz oder länglich, gegen die Basis lang verschmälert, weiß, violett oder gelb. Staubfäden einfach, flach. Honigdrüsen: Entweder die seitlichen die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig umgebend, außen und innen seicht eingebuchtet, mit den an der Außenseite der kurzen Staubblätter stehenden breit zu einem geschlossenen Ring verbunden (*B. trisecta*, Taf. VIII, Fig. 11 b) oder: die seitlichen die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig umgebend, innen seicht ausgebuchtet, außen vierlappig und gegen die langen Staubblätter zu einen langen wulstförmigen Fortsatz entsendend, welcher sich aber an der Außenseite der langen Staubblätter mit dem gegenüberstehenden nicht vereinigt, die medianen Drüsen fehlend (*B. lasiocarpa* und *brevipes*, Taf. VIII, Fig. 13 b). Frucht (Taf. VIII, Fig. 11 a, 12 a) eine zweiklappig aufspringende, flache, zylindrische oder vierkantige Schote, lanzettlich bis lineal, Klappen derselben mit deutlichem Mittelnerv. Frucht gegen die Basis oft deutlich verschmälert, mitunter selbst ein kurzes Gynophor vorhanden. Narbe sitzend, kugelig, ungeteilt. Scheidewand ziemlich dick, oft runzelig, ihre Epidermiszellen (bei *B. trisecta*) aus polygonalen, meist drei- oder vierkantigen, dickwandigen Zellen bestehend (Taf. VIII, Fig. 11 c). Samen ein- bis zweireihig, unberandet, mit ausquellendem Schleim. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche konnte ich nicht nachweisen. Kahle oder sternhaarig-filzige oder mit einfachen Haaren besetzte Kräuter oder Stauden mit ungeteilten oder dreispaltigen Blättern und in blattlosen Trauben stehenden ziemlich großen Blüten.

Wie bereits oben erwähnt, ist diese Gattung viel zu ungenau bekannt, als daß man über ihre systematische Stellung ein definitives Urteil abgeben könnte. Während Prantl (2) nur „dürftiges Material kahler Arten untersuchen konnte", lag mir die kahle *B. trisecta*

und die sternhaarigen Arten *B. brevipes* und *B. lasicarpa* vor. Die erste und die beiden letztgenannten Arten weichen aber sowohl in Bezug auf Behaarung als in der Form der Honigdrüsen (s. oben) und der Fruchtform (bei ersterer schmal lineal, mit schwach dreinervigen Klappen, bei letzteren lanzettlich, gegen die Basis stark verschmälert, nervenlos) so voneinander ab, daß ich mich Prantls Verdacht, daß die Gattung vermutlich zu teilen sei, anschließen muß. F. v. Müller (1) verteilt die Arten der Gattung unter *Erysimum* und *Sisymbrium*, was betreffs der von mir untersuchten Arten gewiß nicht gerechtfertigt ist.

Die von mir untersuchten Arten machen den Eindruck, daß es sich um alte, ziemlich isoliert stehende Typen handelt (wofür auch die Beschränkung der Gattung auf Australien spricht), die aber immerhin noch am ehesten zu *Sisymbrium* Beziehungen aufweisen, so (wenigstens bei *B. trisecta*) die Gestalt der Honigdrüsen, ferner die Fruchtform und auch der Habitus. Die kugelige Narbe und das mitunter angedeutete Gynophor wieder weisen auf eine Verwandtschaft zu den *Thelypodieae* hin. Soweit aber unsere Kenntnisse bisher reichen, dürfte es der Wahrheit am nächsten kommen, wenn wir in *Blennodia* (bez. den dieses Sammelgenus zusammensetzenden Gattungen) einen australischen Vertreter der *Sisymbriinae* erblicken, der zu den übrigen Gattungen dieser Subtribus freilich nur mehr lose Beziehungen aufweist und jedenfalls sich schon sehr früh abgezweigt hat. Die mächtig entwickelten Honigdrüsen, das mitunter auftretende Gynophor und die kugelige Narbe weisen jedenfalls darauf hin, daß wir es mit einem recht alten Typus zu tun haben.

11. **Sisymbrium.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 657. Genera plantarum Ed. 5. 1754. p. 296. Emend.

Kelchblätter aufrecht oder abstehend, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, meist gelb, selten weiß. Staubfäden gegen den Grund verbreitert, einfach. Laterale Honigdrüsen an die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig außen geschlossen, mediane an der Außenseite der langen Staubblätter wulstförmig, mit den lateralen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden[1]) (Taf. VIII, Fig. 14 b). Fruchtknoten sitzend, Narbe mehr oder minder gestutzt bis seicht zweilappig. Frucht eine zweiklappig aufspringende lineale Schote, Klappen derselben gewölbt, mit starkem Mittelnerv und meist noch zwei kräftigen Seitennerven. Scheidewand zart oder derb, oft mit deutlicher Mittelschicht, Epidermiszellen (Taf. VIII, Fig. 14 c) derselben langgestreckt, parallel, dünn- oder dickwandig. Samen ein- bis zweireihig, kugelig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden.

[1]) Die Angabe Fourniers (2. p. 69): „Glandula minuta utrinque ad basin filamentorum breviorum“ beruht auf ungenauer Beobachtung.

Ein- bis mehrjährige Pflanzen mit meist fiederteiligen Blättern und einfachen Haaren. Blüten in deckblattlosen oder unten mit Deckblättern versehenen Trauben.

In dem durch obige Diagnose festgelegten Umfange umfaßt die Gattung *Sisymbrium* die Sektionen *Pseudobraya*, *Nasturtiopsis* und *Eusisymbrium* Prantls (2). Die hierher gehörigen Arten weisen alle noch sehr primitive Merkmale unter den Cruciferen auf, so die gleichbreite lineale aufspringende Schote, die flachen Keimblätter mit rückenwurzeligem Keim und die mächtig entwickelten, einen geschlossenen Ring darstellenden Honigdrüsen.

Auszuschließen aus der Gattung sind: Fourniers (2) Untergattung *Malcolmiastrum*, die zu *Malcolmia* gehört, die Gattung *Alliaria*, die nach der Anordnung der Eiweißschläuche neben *Arabis* zu stellen ist, die Sektion *Arabidopsis*, die mit *Arabis* und *Cardamine* verwandt ist, die Mehrzahl der Arten der Gattung *Braya*, die nur seitliche freie Honigdrüsen haben und zu den *Hesperidinae* gehören, sowie die weiter unten zu behandelnden Gattungen *Descurenia* (incl. Sekt. *Sophia* und *Hugueninia*), *Smelowskia*, *Ammospermum*, *Chamaeplium* und *Eutrema*.

Die Arten gliedern sich in folgende Sektionen:

a. *Pseudobraya* Prantl in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. 170 (1890). Klappen einnervig, netzaderig. Scheidewand zart. Samen zweireihig. Blüten weiß.

b. *Nasturtiopsis* (Boissier als Gattung), Prantl a. a. O. p. 170. Klappen einnervig. Scheidewand zart. Samen einreihig, Blüten gelb.

c. *Turritopsis* Fournier Recherches anat. et taxon. sur la fam. d. Crucif. p. 103 (1865). Klappen dreinervig. Samen zweireihig, klein, sehr zahlreich. Blüten weiß oder gelb.

d. *Irio* De Candolle Systema II. 463 (1821) erw. (*Eusisymbrium* Prantl a. a. O.) Klappen dreinervig. Samen meist einreihig, nicht sehr klein und zahlreich. Blüten gelb.

12. Descurainia.

Webb et Berthelot, Phys. Canar. I. 1836. 72.

Sophia Adanson, Familles des plantes. II. 1763. p. 417, erw.

Kelchblätter aufrecht oder abstehend, abfällig. Kronblätter gelb, selten weiß. Staubblätter gegen die Basis verbreitert, einfach. Laterale Honigdrüsen ringförmig, innen ausgebuchtet, mediane wulstförmig, vor den langen Staubblättern stehend, mit den lateralen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe gestutzt oder seicht zweilappig. Frucht eine zweiklappig aufspringende, lineale oder lanzettliche Schote, Klappen derselben konvex, mit starkem Mittel- und meist noch mit zwei Seitennerven, netzaderig. Epidermiszellen der Scheidewand etwas in die Länge gestreckt, mit welligen Seitenwänden. Samen ein-, selten zweireihig. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden. Kräuter

oder Halbsträucher mit fiederteiligen Blättern und ästigen Haaren, meist dicht sternhaarig. Europa, Asien, Afrika, Amerika.

Diese Gattung unterscheidet sich von *Sisymbrium* im wesentlichen nur durch die ästigen Haare. Wenn auch, wie erwähnt, der Gestalt der Trichome der hohe systematische Wert, den ihr Prantl (2) zuschreibt, gewiß nicht zukommt, muß doch hervorgehoben werden, daß es (von ungenügend bekannten Gattungen abgesehen) nicht vorkommt, daß innerhalb einer Cruciferengattung sich Arten mit nur einfachen und mit nur ästigen Haaren vereint finden. Ich bin daher der Ansicht, daß man nach dem Beispiel Prantls (2) die übrigens auch habituell sehr ausgezeichneten Arten mit ästigen Haaren aus der Gattung *Sisymbrium* ausscheiden und in eine eigene Gattung vereinigen sollte, wie ich dies auch schon früher (Hayek 1) getan habe.

13. Chamaeplium.

Wallroth, Schedulae criticae. I. 1822. p. 376.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter gelb. Staubfäden einfach, fädlich, gegen den Grund etwas verbreitert. Laterale Honigdrüsen an der Basis der kurzen Staubblätter ringförmig, außen geschlossen, mediane an der Außenseite der langen Staubblätter wulstförmig, mit den lateralen zu einem geschlossenen Ring verbunden. Fruchtknoten sitzend Narbe gestutzt, etwas eingezogen. Frucht (Taf. VIII, Fig. 15a) eine zwecklappig aufspringende, gegen die Spitze allmählich verschmälerte, mehr oder minder deutlich pfriemenförmige Schote. Klappen derselben gewölbt, mit drei deutlichen Längsnerveven, Placenten stark verdickt. Samen einreihig. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei an die Leitbündel gebunden. Krautige Pflanzen mit schrotsägeförmig oder leierförmig fiederteiligen Blättern. Haare einfach. Mittelmeergebiet und Europa.

Ob man die Gattung *Chamaeplium* als solche aufrecht erhalten oder mit *Sisymbrium* vereinigen will, ist mehr oder minder Geschmackssache; die im Gegensatz zur linealen Sisymbriumschote gegen die Spitze pfriemlich verschmälerte Frucht ist immerhin ein bemerkenswerter Unterschied. Jedenfalls aber muß bei der Trennung beider Gattungen die Sektion *Kibera* (*Sisymbrium polyceratium* und *S. runcinatum*) zu *Chamaeplium* gezogen werden, was übrigens auch Calestani schon getan hat.

14. Smelowskia.

A. Meyer in Ledebour, Flora Altaica III. 1831. p. 165.

Kelchblätter gleich, mitunter bleibend. Kronblätter gelb oder weiß. Staubfäden einfach. Laterale Honigdrüsen ringförmig, mediane an der Außenseite der langen Staubblätter wulstförmig, mit den seitlichen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden (Taf. VIII, Fig. 16b). Griffel deutlich, Narbe seicht zweilappig. Frucht (Taf. VIII, Fig. 16a) ein zweiklappig aufspringendes lanzettliches

Schötchen oder eine kurze Schote, etwa vier- bis fünfmal so lang als breit, besonders gegen die Basis lang verschmälert. Klappen dünnhäutig, flach oder etwas gekielt, mit deutlichem Mittelnerv. Scheidewand dünn, Epidermiszellen unregelmäßig polygonal, mit geraden oder undeutlich welligen dünnen Wänden. Samen einreihig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche an die Leitbündel gebunden. Ausdauernde, locker rasige, dichtbehaarte Stauden mit einfach oder doppelt fiederteiligen Blättern und ästigen Haaren. Asien und Nordamerika.

Diese Gattung ist von *Descurainia* nur durch kürzere Früchte und die zarte Scheidewand verschieden und gewiß mit diesem Genus zunächst verwandt.

15. **Chrysochamela.**

Boissier, Flora orientalis. I. 1867. p. 313.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter gelb. Staubfäden einfach, priemlich, gegen die Basis verbreitert. Laterale Honigdrüsen um die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig, mediane groß, zwischen den langen Staubblättern höckerförmig, mit den medianen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden (Taf. VIII, Fig. 17 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe gestutzt, etwas eingezogen. Frucht (Taf. VIII, Fig. 17 a) ein ellipsoidisches oder verkehrteiförmiges Schötchen, Klappen derselben stark gewölbt und mitunter etwas gekielt, mit starkem Mittelnerv. Scheidewand zart, ihre Zellen polygonal mit stark welligen dicken Wänden (Taf. VIII, Fig. 17 c). Samen zweireihig. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche am Leptom der Leitbündel. Kleine einjährige Kräuter mit fiederteiligen oder ungeteilten Blättern. Haare ästig. Östliches Mittelmeergebiet.

Ich kann, gleichwie Prantl (2), in *Chrysochamela* nur eine mit *Descurainia* bez. *Sisymbrium* zunächst verwandte Gattung erblicken. Habitus, Gestalt der Narbe und Form der Honigdrüsen sprechen unbedingt für diese Ansicht, der Unterschied zwischen beiden Gattungen liegt nur in der Fruchtform, ist aber keineswegs so groß, daß an eine Ableitung von *Sisymbrium* nicht zu denken wäre, besonders wenn man die Sektion *Pseudobraya* von *Sisymbrium* ins Auge faßt. Bentham und Hooker (1) und Baillon (1) ziehen nur auf Grund der Fruchtform *Chrysochamela* einfach zu *Cochlearia*, wogegen schon die Ausbildung der Honigdrüsen spricht.

16. **Alyssopsis.**

Boissier, Diagnoses plantarum novarum orientalium.
Ser. I. 6. 1842. p. 14.

Kelchblätter gleich, Kronblätter gelb. Staubblätter einfach. Laterale Honigdrüsen ringförmig, mit den schmalen medianen verbunden. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe gestutzt, etwas eingezogen. Frucht (Taf. VIII, Fig. 18 a) ein zweiklappig auf-

springendes, kurz zylindrisches, oben und unten quer abgestutztes Schötchen, Klappen desselben stark gewölbt, mit deutlichem Mittelnerv. Scheidewand zart, in der Mitte mit einem Faserzug; Epidermiszelle derselben unregelmäßig mit stark welligen Zellwänden. Samen einreihig, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche ans Leptom der Leitbündel gebunden. Ausdauernde grauflaumige Pflanzen mit ungeteilten Blättern und herabgebogenen Fruchtstielen. Haare ästig. Persien.

Diese Gattung stimmt mit *Chrysochamela* in fast allen Merkmalen (u. a. in der Form der Epidermiszellen der Scheidewand) vollkommen überein und unterscheidet sich nur durch die beidendig quer abgestutzten Früchte, den Faserstrang in der Scheidewand und die seitenwurzeligen Keimlinge. Mit *Alyssum*, in dessen Nähe Baillon (1) die Pflanze stellt, hat sie gewiß nichts zu tun.

17. **Redowskia.**

Chamisso et Schlechtendal in Linnaea I. T. 2. 1826. p. 33.

Kelchblätter abstehend, gleich. Kronblätter gelb. Staubfäden einfach. Honigdrüsen um die Placentarseite zu einem Ring verbunden (nach Prantl 2). Fruchtknoten sitzend, Griffel schlank, Narbe zweilappig. Frucht (Taf. VIII, Fig. 19a) ein aufgeblasenes breit spindelförmiges (aufspringendes?) Schötchen; Klappen aufgeblasen, mit Mittelnerv und wenigen Adern. Scheidewand nur einen schmalen Saum bildend. Samen 8—12, reif nicht bekannt. Eiweißschläuche unbekannt. Ausdauerndes Kraut mit fein zerteilten, dicht behaarten Blättern. Kamtschatka.

Obwohl ich von dieser Gattung kein Material gesehen habe, halte ich ihre nahe Verwandtschaft mit *Sophia* und *Smelowskia* doch für fast zweifellos; zum mindesten ist nach Chamissos trefflicher Abbildung die habituelle Ähnlichkeit eine außerordentlich große.

18. **Eudema.**

Humbold, Bonpland und Kunth, Plantae aequinoct. II. 1809. p. 133.

Kelchblätter abstehend. Kronblätter weiß. Staubfäden einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, außen offene Honigdrüse, die mit den dreilappigen medianen zu einem geschlossenen Ring verbunden sind (Taf. IX, Fig. 9a). Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, Narbe eingezogen. Frucht ein zweiklappig aufspringendes ovales Schötchen mit breiter Scheidewand. Klappen gewölbt, Scheidewand mehrfach durchbrochen. Samen zahlreich, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinschläuche an die Leitbündel gebunden.

Dichtrasige, kleine ausdauernde Hochgebirgspflanzen mit gewimperten linealen, sehr dicht stehenden Blättern und blattwinkelständigen Blüten. Anden Südamerikas.

Eine ziemlich isoliert stehende, mannigfache Anpassungserscheinungen an das Hochgebirgsklima aufweisende Gattung, deren

systematische Stellung wie bei allen hoch spezialisierten Formen mit Sicherheit kaum festzustellen ist, zumal da mir nur dürftiges Material ohne reife Früchte vorliegt. Baillon (1) zieht die Gattung zu *Sisymbrium*, während Fournier (2) sie nicht erwähnt. Bentham und Hooker vereinigen *Eudema* mit *Braya*, was nur dann eine Berechtigung hätte, wenn sie nur die heute zu *Sisymbrium* bez. *Descurainia* gestellten sich um *Braya supina* und *pinnatifida* gruppierenden Arten im Auge haben. De Candolle (2) stellt *Eudema* zwischen *Camelina* und *Neslia*, vermutet aber, daß die Gattung mit *Draba* näher verwandt sei. Von allen diesen Gattungen und auch von *Braya s. str.* weicht sie aber durch die Gestalt der Honigdrüsen stark ab. Auf Grund dieses Merkmales muß sie unbedingt zu den *Arabideae* gestellt werden, wo sie wohl unter den *Sisymbrinae* als hochgradig spezialisierte Form noch ihren natürlichsten Platz findet.

2. Subtribus: *Erysiminae* (Reichenb.) Hay.

Erysimeae Reichenbach in Mößlers Handbuch. 1837. p. 266 mut. char. *Erysiminae* Prantl in Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien. III, 2. 1890. p. 155 als Subtribus der *Hesperideae*, Hayek, Flora von Steiermark. I. 1908. p. 462 als Subtribus der *Arabideae*.

Frucht eine längliche bis lineale zweiklappig aufspringende Schote mit breiter Scheidewand. Keimblätter flach mit dem Rücken anliegenden Würzelchen. Laterale Honigdrüsen die Basis der kurzen Staubblätter umgebend, aber an der Außenseite offen, mediane schmal, außen vor den langen Staubblättern stehend, mit den lateralen oft schmal verbunden. Eiweißschläuche (soweit untersucht), chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden. Haare angedrückt, zwei- bis dreispaltig oder ästig.

Diese Subtribus wird vor allem durch die Gattung *Erysimum* repräsentiert, deren nahe Verwandtschaft mit *Sisymbrium* wohl zweifellos und auch von fast allen Autoren (außer Prantl) anerkannt wird. An *Erysimum* schließt sich die kaum abzutrennende Gattung *Syrenia* sowie *Greggia* ungezwungen an. *Cheiranthus* hingegen ist trotz der unleugbaren Beziehungen zu *Erysimum* durch den Bau der Honigdrüsen als zu den *Hesperidinae* gehörig charakterisiert, wo diese Gattung neben der gewiß sehr nah verwandten Gattung *Matthiola* ihren natürlichsten Platz findet. Das Genus *Barbarea*, das auf Grund der ähnlich gestalteten Honigdrüsen von Bayer (1) zu den *Erysiminae* gestellt wird, ist hingegen meiner Ansicht nach aus dieser Subtribus auszuschließen und zu den *Cardamininae* zu stellen.

19. **Erysimum.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 660,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 296, mut. char.

Kelchblätter aufrecht oder abstehend, am Grunde oft gesackt. Kronblätter aufrecht, meist gelb. Staubfäden einfach. Seitliche

Honigdrüsen die Basis der kurzen Staubblätter innen ringförmig umgebend, an der Außenseite offen, mediane an der Außenseite der langen Staubblätter lineal, frei oder mit den seitlichen schmal verbunden (Taf. VIII, Fig. 20 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, Narbe kurz zweilappig, mit abstehenden Lappen. Frucht (Taf. VIII, Fig. 20 a) eine aufspringende lineale, zylindrische bis vierkantige Schote, Klappen derselben gewölbt bis fast gekielt. Scheidewand dick, Epidermiszellen derselben langgestreckt, parallel, mit sehr stark verdickten Wänden (Taf. VIII, Fig. 20 c). Samen einreihig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig, in den an den Enden der Schoten gelegenen Samen oft verschoben rücken- oder selbst seitenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden. Haare zwei- oder dreispaltig oder sternförmig, angedrückt. Ein- bis mehrjährige Kräuter mit ungeteilten Blättern. Süd- und Mitteleuropa, West- und Zentralasien, Nordamerika.

Die Unterschiede gegenüber *Sisymbrium*, die Baillon (1) so schwer auffindet, liegen in dem anderen Bau der Honigdrüsen, der eigenartigen Behaarung und endlich dem abweichenden Habitus. Immerhin sind sie nicht so bedeutend, daß nicht nahe verwandtschaftliche Beziehungen zwischen beiden Gattungen angenommen werden müßten.

20. **Syrenia.**

Andrzeiovsky in Ledebour, Flora altaica. I. 1829. p. 162.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter aufrecht, gelb. Staubblätter frei. Seitliche Honigdrüsen die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig umfassend, an der Außenseite offen oder durch einen sehr schmalen Streifen geschlossen, mediane dreilappig, mit den lateralen schmal verbunden. Fruchtknoten sitzend, Griffel lang, Narbe zweilappig, mit abstehenden Lappen. Frucht (Taf. VIII, Fig. 21 a) eine durch den langen und derben Griffel lang geschnäbelte, von der Seite zusammengedrückte Schote, Klappen derselben gekielt, mit starkem Mittelnerv. Scheidewand derb, ihre Oberhautzellen langgestreckt, mit stark verdickten Wänden. Samen einreihig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden. Haare zweispaltig. Stauden mit schmalen ungeteilten Blättern. Osteuropa, West- und Zentralasien.

Die Gattung ist mit *Erysimum* sehr nahe verwandt und es ist Sache des persönlichen Geschmackes, ob man beide Genera trennen will oder nicht.

21. **Greggia.**

A. Gray, Pl. Wright. I. 1852. p. 8. Tab. 1.

Kelchblätter gleich, abstehend. Kronblätter lang genagelt, weiß. Staubfäden einfach. Seitliche Honigdrüsen die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig umgebend, an der Außenseite offen, mediane lineal, außen vor den langen Staubblättern stehend, mit

den seitlichen zu einem geschlossenen Ring verbunden (Taf. VIII, Fig. 22 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, tief zweilappig, mit aufrechten Lappen. Frucht (Taf. VIII, Fig. 22 a) eine lineale von der Seite zusammengedrückte, durch den Griffel kurz geschnäbelte Schote, Klappen derselben scharf gekielt, mit deutlichem Mittelnerv. Scheidewand zart, Epidermiszellen derselben in die Länge gestreckt, dünnwandig, Samen zahlreich, oval, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Lage der Eiweißschläuche am Leptom der Gefäßbündel. Haare ästig. Halbsträucher mit weich graufilzigen, spatelförmigen gezähnten Blättern. Amerika.

Stimmt im Blütenbau mit *Erysimum* vollkommen überein, während die Frucht große Ähnlichkeit mit *Syrenia* aufweist, so daß mir die nahe Verwandtschaft mit diesen beiden Gattungen zweifellos scheint. Mir ist es daher unverständlich, weshalb Bentham und Hooker vermuten, daß diese Gattung trotz der auch von ihm anerkannten Ähnlichkeit mit *Erysimum* und *Syrenia* vermutlich mit *Synthlipsis* und *Lyrocarpa* näher verwandt sei.

3. Subtribus: *Cardamininae.*

Reichenbach in Mößlers Handb. 1837. 260.

Frucht eine lineale, oft flachgedrückte aufspringende Schote mit bis zur Spitze reichenden Klappen, seltener ein Schötchen mit breiter Scheidewand. Keimblätter flach oder nahe der Basis quer geknickt, mit fast stets seitlich anliegendem Würzelchen. Laterale Honigdrüsen an der Basis der kurzen Staubblätter mächtig entwickelt, meist innen oder außen offen,[1]) mediane lineal, frei, seltener mit den lateralen verbunden, noch seltener fehlend. Eiweißschläuche chlorophyllos, an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare einfach, seltener ästig.

Die Gruppe der *Cardaminae* schließt sich zwanglos an die *Sisymbriinae* und *Erysiminae* an, von denen sie sich durch die freien Honigdrüsen und die meist seitenwurzeligen Keimlinge unterscheidet.

22. **Barbaraea.**

Beckmann, Lexicon botan. 1861. p. 33.

Kelchblätter gleich, abstehend. Kronblätter gelb. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine hufeisenförmige, nach innen meist seicht dreilappige, außen offene Honigdrüse, die medianen Drüsen an der Außenseite der kurzen Staubblätter länglich, frei (Taf. VIII, Fig. 23 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. VIII, Fig. 23 a) eine zweiklappig aufspringende, rundlich-vierkantige Schote, Klappen derselben stark gewölbt, mit starkem hervorragendem Mittel- und deutlichen Seitennerven. Scheidewand derb, Epidermiszellen derselben unregelmäßig länglich, mit welligen, stark verdickten Wänden (Taf. VIII, Fig. 23 c).

---

[1]) Wenn, wie mitunter bei *Cardamine hirsuta,* die kurzen Staubblätter fehlen, sind auch die seitlichen Honigdrüsen abortiert.

Samen einreihig an langem Funiculus. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare einfach. Zwei- oder mehrjährige krautige Pflanzen mit meist leierförmig-fiederspaltigen kahlen oder wenig behaarten Blättern. Europa, Nordasien, Mittelmeergebiet.

Durch den Bau der Honigdrüsen und die gewölbten, von einem kräftigen Mittelnerv durchzogenen Fruchtklappen erinnert die Gattung an *Erysimum*, mit welchem sie auch von Beyer (1) in eine Gruppe gestellt wird. Daß verwandtschaftliche Beziehungen zwischen beiden Gattungen bestehen, kann auch nicht geleugnet werden, doch sind sie kaum so innige, daß etwa die eine der beiden Gattungen von der anderen direkt abgeleitet werden können. Andererseits ist *Barbaraea* zweifellos auch mit *Roripa* und *Cardamine* nahe verwandt, worauf insbesondere die vegetativen Merkmale hinweisen.

23. Roripa.

Scopoli. Flora Carniolica. Ed. 1. 1760. p. 52.

Kelchblätter gleich, weit abstehend. Kronblätter gelb, Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter eine große ringförmige, innen eingebuchtete, außen oft etwas offene Honigdrüse, mediane an der Außenseite der langen Staubblätter klein, frei oder mit den seitlichen schmal verbunden (Taf. VIII, Fig. 25 b). Fruchtknoten sitzend. Griffel deutlich, Narbe zweilappig. Frucht eine kurze aufspringende Schote (Taf. VIII, Fig. 25 a) oder ein eiförmiges oder kugeliges (Taf. VIII, Fig. 24 a) aufspringendes Schötchen; Klappen derselben stark gewölbt, schwach nervig oder nervenlos. Samen meist zweireihig, zahlreich. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden. Haare einfach. Krautige Pflanzen mit meist fiederteiligen Blättern. Europa, Nordasien, Nordamerika, eine Art *(R. islandica)* fast kosmopolitisch.

Die Verwandtschaft dieser Gattung mit *Barbarea* und *Cardamine*, mit welch letzterer sie durch folgende Gattung verbunden ist, ist wohl zweifellos. Die Gattung *Armoracia*, die wegen ihrer Früchte wiederholt zu *Cochlearia* gestellt wurde, erweist sich durch die Honigdrüsen als zweifellos mit *Roripa* verwandt. Bemerkenswert erscheint bei *Roripa* das Auftreten von Parallelformen mit vier Fruchtblättern bei einigen Arten. Diese Formen wurden als eigene Gattung *Tetrapoma* abgetrennt. Bisher wurden folgende „Tetrapoma"-Arten beobachtet: *T. globosa* Solms der *Roripa globosa* (F. et M.) parallel, *T. barbaraeifolia* F. et M., der *R. hispida* (DC). entsprechend, und *T. Kruhasiana* F. et M., deren parallele Roripaform bisher unbekannt ist. Kulturversuche haben ergeben, daß bei *Tetrapoma barbaraeifolium* unter ungünstigen Kulturverhältnissen wieder bikarpelläre Früchte auftreten. Es scheint sich hier um die Neubildung eines Genus durch Mutation und zwar gleichzeitig bei verschiedenen Arten zu handeln. Näheres über diesen interessanten Gegenstand bei Solms (1).

24. **Armoracia.**[1])

Gärtner, Meyer, Scherbius, Flora der Wetterau. II. 1800. p. 426.

Kelchblätter gleich, abstehend. Kronblätter genagelt, weiß. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen offene Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring verschmolzen sind (Taf. VIII, Fig. 26 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe seicht zweilappig. Frucht ein eiförmiges gedunsenes Schötchen mit konkaven, nervenlosen Klappen (Taf. VIII, Fig. 26 a). Epidermiszellen des Septums polygonal mit geraden Wänden. Samen zweireihig. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen sehr zahlreich, sowohl im Mesophyll als am Leptom der Leitbündel.

Krautige Pflanzen mit großen ungeteilten grundständigen und ungeteilten viel kleineren Stengelblättern. Osteuropa, Asien.

Die systematische Stellung dieser Gattung ist seit jeher streitig. Von den Autoren wurde sie meist zu *Cochlearia* oder aber zu *Roripa* gezogen, und tatsächlich scheinen Beziehungen zu beiden Gattungen zu bestehen. Nach den Untersuchungen Brezinskis (1) soll die allgemein kultivierte *Armoracia rusticana* ein Bastard zwischen *Armoracia macrocarpa* und einer zweiten noch unbestimmten Crucifere sein, eine Angabe, die wohl dringend einer Nachuntersuchung bedarf, da die Übereinstimmung von *A. rusticana* mit der zweifellos eine selbständige Art darstellenden *A. macrocarpa* eine allzugroße ist. Die Untersuchungen über die systematische Stellung der Gattung kann aber doch nur auf *A. macrocarpa* fußen. Hierbei ergibt sich nun, daß *A. macrocarpa* in fast allen Merkmalen der Gattung *Roripa* nahesteht. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur in der Verteilung der Myrosinzellen zwischen beiden. Während bei *Roripa* ausschließlich Leitbündel-Idioblasten vorkommen, finden sich bei *Armoracia* die Myrosinzellen sehr zahlreich im Mesophyll, daneben aber auch an den Leitbündeln. Schweidler (1) freilich zählt die Gattung unter seinen Exo-Idioblastae auf, nach ihm wären also nur im Mesophyll Myrosinzellen vorhanden, doch hat bereits Heinricher (1) das Vorhandensein von beiderlei Idioblasten bei *Armoracia rusticana* nachgewiesen, welche Angaben ich nur bestätigen kann. Ich glaube nun kaum, daß das Vorhandensein von Mesophyll-Idioblasten neben Leitbündel-Idioblasten die weite Trennung von *Armoracia* von *Roripa* rechtfertigt. *Armoracia* gehört überhaupt zu den myrosinreichsten Cruciferen und da ist es kein Wunder, daß sich auch im Mesophyll Myrosinzellen ausbilden.

Von *Cochlearia* unterscheidet sich *Armoracia* vor allem durch die ganz anders gestalteten Honigdrüsen, durch eine andere Fruchtform und endlich durch andersgestaltete Epidermiszellen des Septums.

Nach diesen Darlegungen dürfte es wohl richtig sein, *Armoracia* zu *Roripa* in verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen.

---

[1]) Der ältere Name dieser Gattung, *Raphanis* (Mönch, Methodus. 1794. p. 262), kann, als zu Verwechslungen Anlaß gebend, neben *Raphanus* nicht bestehen bleiben.

25. Nasturtium.

B. Brown in Aiton, Hort. Kew. Ed. 2. 1812. IV. p. 109.

Kelchblätter gleich, abstehend. Kronblätter genagelt, weiß. Staubfäden einfach. An den kurzen Staubblättern eine große hufeisenförmige, außen offene Honigdrüse, mediane Honigdrüsen fehlend (Taf. VIII, Fig. 27 b).[1] Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich. Frucht (Taf. VIII, Fig. 27 a) eine etwas gekrümmte, stielrunde, aufspringende Schote, Klappen derselben gewölbt, nervenlos. Scheidewand dünn, Epidermiszellen derselben unregelmäßig polygonal, etwas in die Länge gestreckt, mit dünnen Wänden. Samen zweireihig, flach. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden. Haare einfach.

Diese Gattung, die durch die bekannte Brunnenkresse (*Nasturtium officinale*) repräsentiert wird, nimmt eine Mittelstellung zwischen *Cardamine* und *Roripa* ein. Mit ersterer Gattung (speziell mit *Cardamine amara*) stimmt sie besonders in den vegetativen Merkmalen vollkommen überein und sieht ihr im blühenden Zustande ungemein ähnlich, wodurch sich Fritsch (1) veranlaßt sah, sie zu dieser Gattung zu ziehen; der Fruchtbau erinnert wieder lebhaft an *Roripa*, weshalb ich[2]) es vorzog, die Pflanze bei dieser Gattung zu belassen. Von beiden Genera aber ist *Nasturtium* durch den Abort der medianen Honigdrüsen verschieden; die seitlichen Honigdrüsen sind denen von *Roripa* ähnlich, aber an der Außenseite ganz offen. Dadurch gewinnen sie eine große Ähnlichkeit mit den Saftdrüsen von *Conringia*. Die Pflanze aber auf Grund dieses einzigen Merkmals mit *Conringia* in eine Gruppe zu stellen, wie es Bayer (1) getan hat, ist bei der sonstigen großen Verschiedenheit beider Pflanzen gewiß unnatürlich.

Die Gattung *Pirea* Durand (*Dictyosperma* Regel) ist von *Nasturtium* nicht verschieden, *Pirea Olgae* ist von *Nasturtium officinale* kaum als Form zu trennen.

26. Cardamine.

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 653;
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 295.

Kelchblätter aufrecht abstehend, gleich oder die seitlichen am Grunde etwas gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß, gelblichweiß oder rosenrot bis purpurn. Staubfäden einfach. Seitliche Honigdrüsen die kurzen Staubblätter ringförmig umgebend, innen offen, mediane an der Außenseite der langen Staubblätter verschieden gestaltet, mitunter geteilt, frei (Taf. VIII, Fig. 28 b). Fruchtknoten sitzend oder auf ganz kurzem Stielchen; Griffel lang, Narbe klein, zweilappig. Frucht eine vom Rücken flachgedrückte zweiklappig aufspringende lineare bis lanzettliche Schote (Taf. VIII, Fig. 28 a, 29 a, 30 a), ihre Klappen flach, nervenlos oder schwach längsnervig, ohne Mittelnerv oder am Grunde von einem schwachen

[1]) Günthart (2) beobachtete an Exemplaren von einigen Standorten auch mediane Drüsen. (Anm. während des Druckes.)

[2]) Schedae ad floram stiriac. exsicc. 3. u. 4. Lief. 1905. p. 22.

Mittelnerv durchzogen. Plazenten verdickt, Scheidewand zart, Epidermiszellen derselben länglich, mit geraden dünnen Wänden. Samen einreihig, flach, mitunter häutig berandet; Keimblätter flach oder nahe der Basis quer geknickt, selten eingerollt, Würzelchen den Keimblättern seitlich anliegend. Eiweißschläuche an die Gefäßbündel gebunden, chlorophyllfrei. Haare einfach. Nördliches extratropisches Gebiet, Südamerika, Australien, Neuseeland, Gebirge der Tropenländer, antarktische Inseln.

Die nahen Beziehungen, die zwischen *Cardamine*, *Roripa* und *Nasturtium* bestehen, sind allbekannt und wurde die Gattung *Cardamine* in fast allen Systemen in die Nähe dieser beiden Genera gestellt. Was die Abgrenzung derselben betrifft, vergleiche die eingehenden Ausführungen bei O. E. Schulz (1). Auch bezüglich des Umfanges der Gattung schließe ich mich dem Monographen vollkommen an, fasse sie also im weiteren Umfange, d. h. mit Einschluß von *Dentaria* und *Pteroneurum* auf. Pomel (2) hat, wie schon erwähnt, *Dentaria* von *Cardamine* nicht nur getrennt, sondern auf Grund des abweichenden Samenbaues in eine ganz andere Gruppe, und zwar neben *Heliophila (!)* gestellt. Während nämlich bei fast allen anderen Cardaminearten die Keimblätter flach sind, sind sie bei *Dentaria* am Grunde quer geknickt, d. h. die Umbiegungsstelle des Keimlings liegt nicht an der Insertionsstelle der Keimblätter, sondern etwas über derselben. Daß eine solche Knickung mit der diplecoloben Faltung des Keimlings bei *Heliophila* nichts zu tun hat, ist klar, aber auch zur generischen Trennung beider Formenkreise genügt dieses Merkmal keineswegs, da die quere Knickung der Keimblätter lediglich die Folge davon ist, daß die Kotyledonen erheblich länger sind als die Radicula. Vergleiche die eingehenden Ausführungen bei Solms (4).

O. E. Schulz (1) gliedert die Gattung *Cardamine* in folgende 12 Sektionen:

1. *Dentaria* (L.) O. E. Sch.
2. *Entreptophyllum* O. E. Sch.
3. *Sphaerotorrhiza* O. E. Sch.
4. *Coriophyllum* O. E. Sch.
5. *Macrophyllum* O. E. Sch.
6. *Lygophyllum* O. E. Sch.
7. *Papyrophyllum* O. E. Sch.
8. *Eucardamine* Prantl. z. T.
9. *Cardaminella* Prantl.
10. *Pteroneurum* DC.
11. *Spirolobus* O. E. Sch.
12. *Macrocarpus* O. E. Sch.

27. **Porphyrocodon.**

Hooker fil. in Bentham et Hooker, Gen. pl. I. 1862. p. 79.

Kelchblätter aufrecht, etwas ungleich, zwei etwas kürzer. Kronblätter lang genagelt, purpurn. Staubfäden einfach. Um die

kurzen Staubblätter je eine große ringförmige, gegen die langen Staubblätter einen linealen Fortsatz aussendende Honigdrüse (Taf. VIII, Fig. 31 b), mediane Drüsen sehr klein oder fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel lang, Narbe zweilappig. Frucht eine lang lineale, beidendig verschmälerte, aufspringende Schote, ihre Klappen flach, einnervig, Scheidewand zart. Samen zahlreich, flach; Keimblätter flach, Keimling rücken- oder seitenwurzelig. Myrosinzellen an die Leitbündel gebunden. Haare fehlend. Hohes, kahles, ästiges Kraut mit fiederteiligen Blättern und in deckblätterigen Trauben stehenden Blüten. Anden von Südamerika.

Diese ungenügend bekannte Pflanze (mir liegen nur blühende Exemplare ohne Früchte vor) ist höchstwahrscheinlich mit *Cardamine* zunächst verwandt. Hierfür sprechen nicht nur die Fruchtmerkmale, sondern auch der Habitus, der im Wesentlichen der von *Cardamine amara* ist. Die fehlenden medianen Honigdrüsen allein müssen ebensowenig wie bei *Nasturtium* die Zugehörigkeit zu einer anderen Tribus bedingen und können leicht auf Abort zurückgeführt werden.

28. **Dryopetalum.**

A. Gray, Plantae Wrightianae. II. 11. 1852. Tab. 11.

Kelchblätter etwas abstehend, die seitlichen am Grunde etwas gesackt. Kronblätter weiß, kurz genagelt, mit lappig gekerbter, 5—7 Abschnitte aufweisender Platte (Taf. VIII, Fig. 34 e). Staubfäden einfach. Mediane und laterale Honigdrüsen anscheinend vorhanden, aber sehr klein und undeutlich.

Griffel kurz, Narbe fast kugelig. Frucht (Taf. VIII, Fig. 34 a) eine zweiklappig aufspringende walzliche Schote; Klappen derselben dreinervig, gekielt. Septum zart, nervenlos. Samen einreihig, etwas zusammengedrückt, unberandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar. Haare einfach.

Ein- bis zweijährige ästige Kräuter mit schrotsägeförmig fiederspaltigen Blättern. Neu-Mexico.[1])

29. **Leavenworthia.**

Torrey in Ann. Lyc. New-York. III. T. 5. 1837. p. 87.

Kelchblätter abstehend, undeutlich gesackt. Kronblätter gelb. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine große ringförmige, vierlappige Honigdrüse (Taf. VIII, Fig. 32 b), mediane an der Außenseite der langen Staubblätter schmal, lineal, frei. Fruchtknoten sitzend, Griffel pfriemlich, Narbe zweilappig. Frucht (Taf. VIII, Fig. 32 a) eine lineale bis lanzettliche, vom Rücken flachgedrückte, durch die Samen etwas höckerige, aufspringende Schote; Klappen derselben flach, mit schwachem Mittelnerv, un-

---

[1]) Von dieser Gattung erhielt ich erst während des Druckes, und auch da nur ungenügendes Material. Ich halte es jetzt für wahrscheinlicher, daß die Gattung zu den *Thelypodieae* gehört. (Anm. während des Druckes.)

deutlich netzaderig. Scheidewand zart, Epidermiszellen derselben in die Länge gestreckt, parallel, mit dünnen geraden Wänden. Samen einreihig, flach. Keimblätter flach, Würzelchen sehr kurz. Myrosinzellen an die Gefäßbündel gebunden. Einjährige kleine kahle Kräuter mit leierförmig-fiederteiligen Grundblättern, in deren Achseln die langgestielten ein- bis wenigblütigen Trauben stehen. Südwestliches atlantisches Nordamerika.

Die Gattung *Leavenworthia* ist zweifellos mit *Cardamine* nahe verwandt.

30. **Loxostemon.**

Hooker fil. et Thomson in Journ. of the Linnean Society. V. 1861. p. 147.

Kelchblätter abstehend, gleich, nicht gesackt. Kronblätter breit spatelig, lang genagelt, lila. Die längeren Staubfäden dick, an der Spitze knieförmig zurückgebogen, oben verdickt oder häutig geflügelt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstige, nach außen gegen die langen Staubblätter einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse, außen vor den langen Staubblättern eine kleine rundliche Drüse (Taf. IX, Fig. 2b). Narbe sitzend. Frucht eine lineale Schote. Myrosinzellen an die Leitbündel gebunden. Einjähriges kleines Kraut mit langgestielten dreispaltigen Blättern. Blüten auf dünnen Stielen in armblütigen Trauben. Himalaya.

Eine ungenügend bekannte Gattung, von der mir nur dürftige Blütenexemplare ohne Frucht vorliegen. Honigdrüsen und Habitus deuten auf Verwandtschaft mit *Cardamine*. Auch Bentham und Hooker stellen die Gattung neben *Cardamine*. Baillon stellt sie neben *Leavenworthia*, und auch Prantl (2) vermutet ihre Zugehörigkeit zu den *Cardamininae*.

31. **Pseudovesicaria.**

Boissier, Flora orientalis. Suppl. 1888. p. 48.

Kelchblätter abstehend. Kronblätter kurz genagelt. Staubfäden einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine hufeisenförmige, innen offene Honigdrüse, ferner je eine lineale Drüse vor jedem längeren Staubblattpaare (Taf. VIII. Fig. 33b). Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe zweilappig. Frucht ein vom Rücken flachgedrücktes, breit eiförmiges oder geigenförmiges, zweiklappig aufspringendes Schötchen (Taf. VIII, Fig. 33 a). Klappen flach, schwach netzaderig; Scheidewand zart, ihre Epidermiszellen unregelmäßig polygonal. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend. Niedrige, dichtrasige Hochgebirgspflanzen mit fingerig eingeschnittenen Blättern. Kaukasus.

Sowohl der Fruchtbau als die Gestalt der Honigdrüsen weisen bei *Pseudovesicaria* zweifellos auf eine nahe Verwandtschaft mit den *Cardamininae* hin. Die Frucht erinnert auch an gewisse *Lunariinae (Selenia, Farsetia)*, doch sind die Honigdrüsen vom Typus der *Cardamininae* und auch die Epidermis der Scheidewand weist auf diese Gruppe hin. Wieso Prantl (2) auf den Gedanken

kommt, *Pseudovesicaria* könnte zu *Petrocallis* gezogen werden, ist mir unverständlich.

32. Platyspermum.

Hooker. Flora bor. americ. I. 68. T. 18 B. 1829.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter weiß, klein, zuletzt stark verlängert. Staubfäden einfach. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen offene, außen vor den langen Staubblattpaaren je eine schmale mediane Honigdrüse (Taf. IX, Fig. 1 b). Fruchtknoten sitzend. Griffel fast fehlend, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 1 a) ein breit ovales oder kreisrundes, vom Rücken flachgedrücktes Schötchen; Klappen desselben flach, netzaderig, mit schwachem Mittelnerv. Scheidewand zart. Epidermiszellen derselben polygonal mit geraden Seitenwänden. Samen wenige, zweireihig, selten nur einer, flachgedrückt, breit häutig berandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen an die Leitbündel gebunden. Einjährige kahle niedrige Kräuter mit fiederteiligen Grundblättern, in deren Achseln die langgestielten Blüten stehen. Oregon.

Ist gewiß mit *Leavenwörthia* nahe verwandt und gehört zweifellos zu den *Cardamininae*.

33. Cardaminopsis.

(C. A. Meyer in Ledebour. Flora Altaica. III. 1831. p. 19 als Sektion von *Arabis*) Hayek. Flora von Steiermark. I. 1908. p. 477.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß, rosenrot oder lila. Fruchtknoten sitzend; Griffel kurz, Narbe kurz zweilappig. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, innen offene Honigdrüse, mediane dreilappig (Taf. IX, Fig. 3 b), frei oder mit den seitlichen schmal verbunden. Frucht eine lineale flache Schote (Taf. IX, Fig. 3 a), Klappen derselben flach, mit deutlichem Mittelnerv. Scheidewand derb, Epidermiszellen derselben länglich, mit welliger, stark verdickter Wand. Samen einreihig, flachgedrückt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig. Zwei- bis mehrjährige Kräuter mit in dichter Rosette stehenden Grund- und mit verschmälerter Basis sitzenden Stengelblättern. Europa und Nordasien.

Die hierher gehörigen Arten werden bisher von allen Autoren zu *Arabis* gestellt. Schweidler (1, 2) hat jedoch nachgewiesen, daß die Sektion *Cardaminopsis* in der Verteilung der Myrosinschläuche von den übrigen Arabisarten stark abweicht. Während nämlich bei *Arabis* die Eiweißschläuche chlorophyllhaltig sind und im Mesophyll der Blätter liegen bez. oft ganz fehlen und nur durch eiweißführende Schließzellen ersetzt sind, sind bei Sektion *Cardaminopsis* die Eiweißschläuche chlorophyllfrei und liegen am Leptom der Leitbündel. Aus diesem Grunde scheint mir die ge-

nerische Trennung der Sektion *Cardaminopsis* von *Arabis* und deren Zuweisung zu den *Arabidinae* geboten. Übrigens ist es den Autoren schon längst bekannt, daß die Sektion *Cardaminopsis* Beziehungen zu *Cardamine* aufweist, und Prantl (1) hat ja die hierher gehörigen Arten direkt zu *Cardamine* gezogen.

34. **Arabidopsis.**

Heynh. in Holl et Heynh. Fl. Sachs. I. 1842. 538.
(*Stenophragma* Celakovsky, Květana okoli pražskeno. 1880. p. 75.

Kelchblätter gleich. aufrecht. Kronblätter weiß. An den kurzen Staubblättern je eine ringförmige, innen offene Honigdrüse, vor den langen Staubblättern eine mehr oder minder entwickelte lineare, die mit den seitlichen mitunter schmal verbunden ist (Taf. IX, Fig. 4b). Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 4a) eine zweiklappig aufspringende lineale, vierkantige Schote; Klappen derselben gewölbt, mit starkem Mittelnerv. Scheidewand dünn oder in der Mitte verdickt, Epidermiszellen derselben langgestreckt, parallel, mit dünnen geraden Wänden, die randständigen kürzer mit mehr welligen Wänden. Samen ein- oder zweireihig, fast kugelig. Keimblätter flach, Keim rückenwurzelig. Eiweißschläuche an die Gefäßbündel gebunden. Haare gabelig. Ein- oder mehrjährige Kräuter mit ungeteilten oder fiederspaltigen, in dichter Rosette stehenden Grund- und mit verschmälerter Basis sitzenden Stengelblättern. Europa, Nordasien und Nordamerika.

Diese Gattung ist habituell der vorigen sehr ähnlich und nur durch die gewölbten Schotenklappen und die kugeligen Samen mit rückenwurzeligem Keimling verschieden, so daß ihre nahe Verwandtschaft sehr wahrscheinlich ist. Mit *Erysimum*, wozu sie von den älteren Autoren gezogen wurde, hat sie gewiß nichts zu tun.

Braya pinnatifida, die von Prantl (2) zu *Stenophragma (Arabidopsis)* gezogen wird, gehört nach meiner Ansicht zu *Descurainia*.

35. **Turritis.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 660.
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 298 z. T.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde gesackt. Kronblätter weiß oder gelblich. Honigdrüsen am Grunde der kurzen Staubblätter ringförmig, innen etwas ausgebuchtet, mit den breiten medianen zusammenfließend (Taf. IX, Fig. 5b). Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe kopfig. Frucht eine lineale, zweiklappig aufspringende Schote, Klappen derselben flach, mit deutlichem Mittelnerv. Scheidewand dünn oder in der Mitte dickwandig, Epidermiszellen derselben axial gestreckt mit verdickten Wänden.

Samen flachgedrückt, zweireihig, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an das Leptom der

Leitbündel gebunden. Haare ästig. Zwei- bis mehrjährige Kräuter mit in dichter Rosette stehenden Grund- und kahlen, mit pfeilförmigem Grunde umfassenden Stengelblättern. Europa, Orient, Nordamerika, Nordasien.

Diese Gattung muß ebenso wie *Cardaminopsis* auf Grund des Verhaltens der Eiweißschläuche (und nicht wegen der zweireihigen Samen) von *Arabis* getrennt werden. Die von Prantl (2) hierher gezogene *Arabis brassicaeformis* gehört jedoch zu *Arabis*.

4. Subtribus: *Arabidinae*.

Hayek, Flora von Steiermark. I. 1908. p. 466.

Frucht eine lineale, zweiklappig aufspringende Schote mit bis zur Spitze reichenden Klappen. Keimblätter flach, mit seitlich oder dem Rücken anliegenden Würzelchen. Laterale Honigdrüsen an der Basis der kurzen Staubblätter mächtig entwickelt, ringförmig, oft innen oder außen offen, mediane lineal, frei oder mit den seitlichen verbunden. Myrosinzellen chlorophyllführend, im Mesophyll der Blätter, selten ganz fehlend und dann oft die Schließzellen der Spaltöffnungen Eiweiß führend. Haare ästig oder einfach.

Diese Subtribus stellt eine Parallelreihe zu den vorigen dar und unterscheidet sich von denselben durch das total verschiedene Verhalten der Myrosinschläuche. Ich habe bereits oben erwähnt, daß ich diesem Verhalten nicht den hohen systematischen Wert zuerkennen kann, wie es Schweidler (1) tut, welcher nach den drei in Bezug auf die Verteilung der Eiweißschläuche unterscheidbaren Typen die Cruciferen in drei Unterfamilien teilen will. Wenn aber innerhalb kleinerer systematischer Einheiten einzelne Gattungen in diesem Punkte gleiches Verhalten zeigen, kann dies wohl als ein Beweis näherer Verwandtschaft angesehen werden, und so glaube ich, die Abtrennung dieser, die Gattungen *Arabis* und *Alliaria* umfassenden Subtribus rechtfertigen zu können. An letztere Gattung schließen sich dann noch einige asiatische Genera an.

36. **Arabis.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. 664,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. 298.

Kelchblätter aufrecht, oft gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß, gelblich oder lila. Staubfäden einfach. Seitliche Honigdrüsen an der Basis der kurzen Staubblätter ringförmig, an der Innenseite oft offen, selten geschlossen, außen mitunter eingebuchtet oder verschmälert, mediane zweilappig, frei oder mit den seitlichen verbunden, mitunter undeutlich (Taf. IX, Fig. 6b, 7b, 10b). Fruchtknoten sitzend oder auf sehr kurzem Stielchen, Griffel fehlend oder sehr kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht eine lineale, zweiklappig aufspringende Schote; Klappen derselben flach, mit oder ohne Mittelnerv, netzaderig. Scheidewand zart, Epidermiszellen derselben unregelmäßig polygonal, mit stark welligen, dünnen Wänden. Samen

einreihig, flach, mitunter geflügelt; Keimblätter flach. Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllführend, im Mesophyll der Blätter, oder fehlend. Haare ästig, oft mit einfachen vermischt, manchmal ganz fehlend. Europa, Mediterrangebiet, Nord- und Mittelasien, Amerika.

Die nahe Verwandtschaft von *Arabis* mit den letztgenannten drei Gattungen *Cardaminopsis*, *Arabidopsis* und *Turritis* ist evident, wurden ja alle diese Genera oft genug mit *Arabis* vereinigt. Das trennende Merkmal liegt in der Verteilung der Myrosinschläuche.

Die zahlreichen Arten verteilen sich auf folgende Sektionen

a. *Turritella* C. A. Mey. in Ledeb. Fl. Alt. III. 1831. 18. Kelchblätter nicht gesackt, Kronblätter aufrecht. Schoten aufrecht, ihre Klappen mit schwachem Mittelnerv. Stengelblätter mit meist umfassendem Grunde sitzend.

b. *Pseudarabis* C. A. Mey. in Led. Fl. Alt. III. 1831. 18. Kelchblätter am Grunde gesackt, Kronblätter abstehend. Seitliche Honigdrüsen nicht nach abwärts verlängert. Schoten aufrecht oder abstehend, ihre Klappen mit undeutlichem Mittelnerv. Stengelblätter mit verschmälertem Grunde sitzend.

c. *Euarabis* C. A. Mey. l. c. Kelchblätter am Grunde gesackt. Kronblätter abstehend. Seitliche Honigdrüsen außen nach abwärts verlängert. Schoten aufrecht oder abstehend mit undeutlichem Mittelnerv. Stengelblätter mit herzförmig umfassendem Grunde sitzend.

d. *Campylocarpus* C. A. Mey. l. c. p. 19. Kelchblätter nicht gesackt. Kronblätter abstehend. Schoten nach abwärts gekrümmt, mit undeutlichem Mittelnerv. Stengelblätter mit umfassendem Grunde sitzend.

e. *Euxena* (Calestani in N. Giorn. bot. XV, 1908, 354 als Gattung), Hayek hoc loco. Kelchblätter gesackt. Seitliche Honigdrüsen an der Innenseite offen. Fruchtklappen mehrnervig, mit schleimiger Epidermis.

f. *Stevenia* (Adams et Fischer in Mem. soc. nat. Moscou. V. p. 84 als Gattung). Kelchblätter gesackt. Kronblätter abstehend. Schoten aufrecht, kurz, zwei- bis viersamig, über den Samen etwas holperig. Stengel mitunter halbstrauchig.

Bemerkt sei noch, daß *Arabis brassicaeformis*, auf die noch später zurückgekommen werden wird, zweifellos zu *Arabis* gehört, und weder zu *Turritis*, wie Prantl (1), noch zu *Conringia*, wie Solms (4) annimmt. *Arabis falklandica* Hook. dürfte aus der Gattung *Arabis* auszuscheiden sein. Vielleicht gehört die Pflanze zu *Turritis*.

Neuestens hat Calestani (1) die *Arabis cebennensis* aus der Gattung ausgeschieden und zum Vertreter einer eigenen Gattung erhoben, und zwar hauptsächlich auf Grund anatomischer Merkmale. Bevor aber nicht wenigstens eine große Zahl anderer Arten in dieser Hinsicht untersucht sind, scheint ein solches Vorgehen verfrüht. Allerdings muß zugegeben werden, daß *A cebennensis* auch im Habitus sehr auffallend ist.

37. **Aubrietia.**

Adanson. Familles des plantes. II. 1763. p. 420.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde oft gesackt. Keimblätter ungeteilt, lang genagelt, violett oder purpurn, selten weiß. Staubfäden frei, die kürzeren schmal geflügelt oder oft mit einem kleinen Zahn. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstige Honigdrüse, die an der Außenseite meist verschmolzen und nach abwärts verlängert sind (Taf. IX, Fig. 8b); mediane Drüsen fehlend. Fruchtknoten sitzend. Griffel verlängert, bleibend, Narbe gestutzt, nicht ausgerandet, über den Plazenten kaum verbreitert. Frucht (Taf. IX, Fig. 8a) ein lineales, ellipsoidisches, oder fast kugeliges, zweiklappig aufspringendes Schötchen; Klappen nervenlos; Septum zart, mit unregelmäßig polygonalen Epidermiszellen. Samen zahlreich, zweireihig, flach, ungeflügelt; Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare ästig.

Locker rasige, ausdauernde Gewächse mit langgestielten, großen Blüten und meist grob gezähnten Blättern. Gebirge der Mittelmeerländer bis Persien.

Aubrietia stimmt mit den Arabisarten der Sektion *Euarabis* in fast allen Merkmalen und auch im Habitus derart überein, daß mir ihre Verwandtschaft trotz der kürzeren Früchte und der fehlenden medianen Honigdrüsen zweifellos erscheint. Übrigens sind die lateralen Honigdrüsen bei *Aubrieta* ganz ähnlich wie die bei *Arabis* Sekt. *Euarabis* gestaltet, so daß der Gedanke an einen einfachen Abort der medianen Drüsen noch näher liegt. Verwandtschaftliche Beziehungen von *Aubrieta* mit *Draba* und *Alyssum*, die De Candolle (1) und Prantl (2) annahmen und die ich früher (Hayek 2) selbst vermutete, dürften kaum bestehen.

38. **Alliaria.**

Adanson, Familles des plantes. II. 1763. p. 418.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter weiß. Staubfäden flach, einfach. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige Honigdrüse, die mit den großen medianen zu einem geschlossenen Ring verbunden ist (Taf. IX, Fig. 6b). Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, konisch, Narbe gestutzt. Frucht (Taf. IX, Fig. 6a) eine zweiklappig aufspringende, vierkantige, etwas zugespitzte Schote, Klappen derselben gewölbt, von einem starken Mittelnerven und zwei Seitennerven durchzogen. Scheidewand zart, ihre Epidermiszellen unregelmäßig polygonal mit dünnen, geraden Wänden. Samen einreihig, walzlich. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllführend, im Mesophyll der Blätter. Haare einfach. Europa und Nordasien.

Es dürfte wohl etwas befremdend anmuten, wenn ich *Alliaria* neben *Arabis* in eine Subtribus stelle, und doch scheint dies noch das natürlichste zu sein. Mit *Sisymbrium*, wohin die hierher gehörigen Arten von den alten Autoren gezogen wurden, hat die Gattung wohl nichts zu tun, gegen diese Verwandtschaft spricht

schon das ganz andere Verhalten der Eiweißschläuche. Gerade in diesem Punkte aber stimmt *Alliaria* innerhalb der ganzen Tribus der *Arabideae*, wohin sie doch nach Fruchtform und Gestalt der Honigdrüsen etc. unbedingt zu ziehen ist, nur einzig und allein mit *Arabis* überein. Im übrigen sind die trennenden Merkmale zwischen *Arabis* und *Alliaria* keineswegs so tiefgreifend, als es den Anschein hat. Der Hauptunterschied liegt in der notorhizen Keimlingslage und die dadurch bedingten walzlichen Samen gegenüber den flachen pleurorhizen bei *Arabis*; durch diese ist auch die Wölbung bez. Flachheit der Schotenklappen, die freilich bei *Alliaria* dreinervig, bei *Arabis* schwach einnervig sind. bedingt. Das Merkmal des noto- bez. pleurorhizen Keimlings ist aber bekanntlich oft genug selbst bei ein und derselben Art, ja auf ein und derselben Pflanze Schwankungen unterworfen. Auffallend verschieden ist auch der Habitus beider Gattungen, doch auch dieses Merkmal wird, wenn man z. B. *Arabis cebennensis* in Betracht zieht, minder augenfällig.[1])

39. **Wasabia.**

Matsamuro in Botan. Magaz. Tokio. III. 1899. p. 4.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter weiß. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen und innen eingebuchtete Honigdrüse, die mit dem linealen, in der Mitte eingebuchteten, zu einem geschlossenen Ring verbunden sind (Taf. IX, Fig. 13 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, etwas konisch, mit gestutzter Narbe. Frucht eine zweiklappig aufspringende, lineal-längliche, stielrunde Schote. Klappen ohne Mittelnerv, netzaderig. Scheidewand einnervig, zart. Samen einreihig, Funiculus kurz, frei. Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach.

Ausdauernde Pflanzen mit breiten gestielten Blättern und deckblätterigen Trauben. Ostasien.

Diese Gattung steht, wie schon der Autor derselben hervorhebt, in der Mitte zwischen *Alliaria* und *Eutrema*, im Habitus nähert sie sich mehr der ersteren, unterscheidet sich aber durch die nervenlosen Klappen und die dickblätterigen Trauben, von *Eutrema* insbesondere durch die nicht durchbrochene Scheidewand, die freien Funiculi, und ebenfalls durch die rippenlosen Klappen.

40. **Eutrema.**

Rob. Brown in Parry, Voy. App. Tab. A. 1829. 267.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter weiß. Staubfäden einfach. Zu beiden Seiten jedes kurzen Staubblattes je eine wulstige, dasselbe seitlich umgreifende Honigdrüse, die einander paarweise genähert sind und nach außen gegen die schmale mediane Drüse einen mit dieser oft verschmelzenden Fortsatz ent-

[1]) Wem die Vereinigung von *Alliaria* mit *Arabis* in einer Subtribus gar zu unmöglich dünkt, mag immerhin *Alliaria* mit den vier folgenden Genera in einer eigenen Subtribus der *Alliariinae* vereinigen. (Anm. während des Druckes.)

senden (Taf. IX, Fig. 14b). Fruchtknoten sitzend, Griffel fast fehlend, Narbe gestutzt. Frucht (Taf. IX, Fig. 14a) eine längliche, vierkantige, gegen die Basis etwas verschmälerte Schote, ihre Klappen gekielt, mit deutlichem Mittelnerv. Scheidewand mehrfach durchbrochen, dünn, ihre Epidermiszellen länglich-viereckig oder polygonal, mit geraden dünnen Seitenwänden. Samen einreihig, an angewachsenem Funiculus, eiförmig. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll.

Kleine, ausdauernde, kahle Pflanzen mit länglich-herzförmigen Grund- und ganzrandigen Stengelblättern. Nordasien.

Die schon von Prantl (2) vermutete nahe Verwandtschaft von *Eutrema* mit *Alliaria* wird durch das Verhalten der Myrosinzellen und den Bau der Honigdrüsen nur bestätigt, überdies steht auch Genus *Wasabia* zwischen beiden Gattungen in der Mitte und stellt auch habituell ein Bindeglied zwischen beiden in der Tracht ziemlich verschiedenen Genera dar.

Die beiden folgenden Gattungen sind wohl ebenfalls mit *Eutrema* nahe verwandt und stellen hochgradig abgeleitete und an extreme klimatische Bedingungen angepaßte Typen aus diesem Verwandtschaftskreise dar.

41. **Taphrospermum.**

C. A. Meyer in Ledebour, Flora Altaica. III. 1831. p. 172.

Kelchblätter nicht gesackt, gleich, abstehend. Kronblätter genagelt, gelblichweiß. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen und innen eingebuchtete Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring verschmolzen sind. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, zweischneidig, Narbe gestutzt. Frucht (Taf. IX, Fig. 15a) eine kurz walzliche Schote, Klappen derselben dünn, gewölbt, mit starkem Mittelnerv, netzaderig, unten nicht ganz bis zum Grunde der Frucht reichend und das Replum daselbst sackförmig erweitert. Scheidewand vollständig, Zellen derselben länglich, polygonal, mit geraden Zellwänden. Samen einreihig, in jedem Fach vier, Keimblätter flach, Keimling rücken-, zuweilen seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Ausdauernde, kleine ästige Pflanze mit gestielten, eiförmigen, ganzrandigen Blättern. Hochgebirge von Zentralasien.

Steht gewiß der vorigen Gattung nahe. Von *Cochlearia*, wohin die Gattung von Bentham und Hooker (1) und Baillon (1) gezogen wird, ist sie schon durch die ganz anders gebauten Honigdrüsen weit verschieden.

42. **Aphragmus.**

Andrzeiovsky in De Candolle, Prodromus Systematis veget. I. 1821. p. 209. Oreas, Cham. et Schlecht. in Linnaea. I. T. 1. p. 29.

Kelchblätter abstehend, einfach, Kronblätter weiß. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, zylindrisch, Narbe gestutzt. Honig-

drüsen unbekannt (nach Prantl (2) zu einem geschlossenen Ring verbunden). Frucht (Taf. IX, Fig. 16 a) eine zweiklappig aufspringende, längliche, flache Schote ohne Scheidewand; Klappen derselben flach, mit deutlichem Mittelnerv. Samen einreihig, in jedem Fach zu 4—6 an sehr langem Funiculus. Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche unbekannt. Niedriges, ausdauerndes Kraut mit eiförmigen, gestielten Blättern und deckblätteriger, vielblütiger Traube. Unalaschka.

Von dieser Gattung sah ich nur ein sehr unvollkommenes Exemplar ohne Blüten und Früchte, doch dürfte sie wohl mit voriger Gattung verwandt sein.

5. Subtribus: *Parlatoriinae.*
Hayek hoc loco.

Frucht verschieden gestaltet, meist kurz, schötchenförmig, aufspringend oder geschlossen bleibend. Keimblätter flach, mit seitlich oder dem Rücken anliegenden Würzelchen. Laterale Honigdrüsen die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig umgebend, mit den breiten medianen zu einem geschlossenen Ring verbunden. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach oder fehlend. Ausdauernde Pflanzen mit gestielten, grob gezähnten oder gesägten, dreieckig rundlichen Blättern.

Die vier unter dieser Subtribus vereinigten Genera *Parlatoria*, *Physalidium*, *Graellsia* und *Sobolewskia* sind in der Fruchtform untereinander wohl ziemlich verschieden, aber sonst durch eine Reihe gemeinsamer Merkmale, besonders sehr ähnliche weiße Blüten, den Bau der Honigdrüsen, die Verteilung der Myrosinzellen, die spärliche oder fehlende Bekleidung mit stets einfachen Trichomen, insbesondere aber durch den Habitus miteinander verbunden. Diese habituelle Ähnlichkeit ist eine so große, daß z. B. *Physalidium* und *Graellsia* im blühenden Zustande kaum voneinander zu unterscheiden sind und selbst *Parlatoria cakiloides* weist ohne Früchte kaum ins Auge fallende Unterschiede auf, auch *Sobolewskia* hat einen ganz ähnlichen Habitus. Diese außerordentliche Übereinstimmung dieser Gattungen in der sonst bei Cruciferen ganz ungewohnten, an gewisse Saxifragen, z. B. *Saxifraga rotundifolia*, gemahnenden Tracht kann kaum eine zufällige Erscheinung sein, sondern muß unbedingt auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den einzelnen Gattungen hinweisen, umso mehr, als mit dieser Übereinstimmung im Habitus auch eine Übereinstimmung in einer ganzen Reihe von bei den Cruciferen in systematischer Beziehung sehr wesentlichen Merkmalen Hand in Hand geht. Die Unterschiede im Fruchtbau fallen demgegenüber umso weniger ins Gewicht, als alle hierher gehörigen Gattungen hochgradig spezialisierte Fruchtform aufweisen, die sich alle auf eine einfache Schote zurückführen lassen.

Was die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Parlatoriinae* betrifft, so ist die ganze Gruppe durch kein wesentliches Merkmal von den *Arabidinae* verschieden und könnte ganz gut mit letzterer Subtribus vereinigt werden. Doch würde diese dann einerseits allzu

heterogene Formen umfassen, andrerseits käme die enge Zusammengehörigkeit der in Rede stehenden Gattungen nicht so klar zum Ausdruck. Direkte verwandtschaftliche Beziehungen bestehen wohl zwischen *Parlatoria* und *Alliaria*, speziell zwischen letzterer und *Parlatoria rostrata*.

43. **Parlatoria.**

Boissier in Annales des sciences naturelles. Sér. 2. XVII. 1842. p. 72.

Kelchblätter abstehend. Kronblätter weiß. Staubfäden an der Basis verbreitert, die seitlichen einwärtsgebogen. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, im Umriß fünfeckige Honigdrüse, die mit den medianen breit zu einem geschlossenen Ring verbunden ist (Taf. IX, Fig. 17 b). Fruchtknoten auf sehr kurzem Stielchen; Griffel sehr kurz, Narbe kugelig, an der Spitze etwas eingezogen. Frucht (Taf. IX, Fig. 11 a und 17 a) nicht aufspringend, oder mit am Grunde sich etwas lösenden Klappen, auf verdickten Stielen abstehend, lineal bis keulig lanzettlich, an der Spitze in den Griffel schnabelartig verschmälert. Klappen gewölbt, mit starkem Mittelnerv. Scheidewand zart, mit länglich polygonalen Zellen mit etwas verdickten Wänden. Samen zylindrisch, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach. Krautige Pflanzen mit ungeteilten, langgestielten, gekerbten Blättern. Westasien.

Die beiden hierher gehörigen Arten differieren stark in der Fruchtform, wie die Figuren auf Taf. IX, Fig. 11 a und 17 a zeigen, doch stimmen sie in den übrigen Merkmalen und im Habitus vollkommen miteinander überein. Habituell erinnern sie, speziell *P. rostrata*, in gewissem Maße an *Alliaria*, in deren nächste Nähe die Gattung auch von Prantl (2) gestellt wird.

44. **Physalidium.**

Fenzl in Tschihatscheff, Asie mineure, Bot. I. 1860. p. 327.

Kelchblätter gleich, abstehend. Kronblätter kurz genagelt, weiß. Staubfäden pfriemlich, einfach. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, im Umrisse fünfeckige Honigdrüse, die mit den medianen breit zu einem geschlossenen Ringe verbunden sind, genau so gestaltet wie bei *Parlatoria* (Taf. IX, Fig. 17 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, fädlich, Narbe ausgerandet. Frucht (Taf. IX, Fig. 18 a) ein schmal elliptisches, beidendig zugespitztes, zweiklappig aufspringendes, vom Rücken zusammengedrücktes Schötchen; Klappen desselben dünnwandig, kahnförmig, netzaderig. In jedem Fache ein bis zwei flache Samen am großen Funiculus hängend. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend.

Ausdauernde Pflanze mit holzigem Wurzelstock, wenig ästigem, fast blattlosem Stengel und langgestielten, herzförmigen, grob lappig gekerbten Blättern. Persien.

Die nahe Verwandtschaft dieser Gattung mit der folgenden ist schon von Fenzl betont worden; doch auch zu *Parlatoria* bestehen zweifellos verwandtschaftliche Beziehungen. Wenn auch die dünnwandige angustisepte Frucht schlecht zu den dickwandigen Früchten von *Parlatoria* paßt, ist die Übereinstimmung in allen übrigen Merkmalen eine so vollständige, daß an nahen verwandtschaftlichen Beziehungen wohl kaum zu zweifeln ist, zumal da *Physalidium* sonst unter allen übrigen Cruciferen ganz isoliert stände. Mit der Mehrzahl der Angustisepten bestehen gewiß keinerlei Beziehungen. Die Verschiedenheit in der Fruchtbildung bei *Parlatoria* und *Physalidium* dürfte wohl auf Anpassung an einen verschiedenen Modus der Samenverbreitung zurückzuführen sein.

45. **Graellsia.**

Boissier in Annales d. sciences nat. Ser. 2. XVII. 1842. p. 172.

Kelchblätter gleich, abstehend. Kronblätter kurz genagelt, weiß. Staubfäden einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen und innen tief eingebuchtete Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ringe verbunden sind (Taf. IX, Fig. 19b). Fruchtknoten kurz gestielt, Griffel kurz, Narbe kopfig. Frucht (Taf. IX, Fig. 19a) ein vom Rücken flachgedrücktes, schief verkehrteiförmiges, zweiklappig aufspringendes Schötchen; Klappen derselben flach, dünnhäutig, etwas netzaderig, Scheidewand zart, mit welligen Epidermiszellen, zuletzt schwindend. Samen einer, linsenförmig, an freiem, zartem Funiculus. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend.

Ausdauernde, im Habitus genau mit vorhergehender Gattung übereinstimmende Pflanzen. Persien.

Die außerordentlich große habituelle Übereinstimmung dieser Gattung mit *Physalidium* war bereits dem Autor letzterer Gattung, Fenzl, bekannt, welcher auch eine nahe Verwandtschaft beider betonte. Nichtsdestoweniger wurden beide von Baillon, welcher noch dazu Fenzls diesbezügliche Ausführungen zitiert, weit voneinander getrennt, ebenso von Bentham und Hooker, und selbst Prantl (2), der beide wenigstens in dieselbe Subtribus, die der *Cochleariinae* stellt, stellt noch drei Genera, *Megadenia*, *Cochlearia* und *Kernera*, zwischen beide.

46. **Sobolewskia.**

Marschall v. Bieberstein, Flora tauro-caucas.
Suppl. 1819. p. 921.

Kelchblätter gleich, abstehend. Kronblätter weiß. Staubfäden der langen Staubblätter an der Basis verbreitert. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, im Umriß fünfeckige

Honigdrüse, mediane Drüsen außen vor den langen Staubblättern, klein, frei (Taf. IX, Fig. 20b). Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend, Narbe kugelig, etwas eingezogen. Frucht (Taf. IX, Fig. 20a) auf verdickten, abwärtsgebogenen Stielen aufrecht, nicht aufspringend, fast keulig, nach oben zu aufgetrieben, stielrund oder schwach seitlich zusammengedrückt, mit nur als schmalem Saum angedeuteter Scheidewand, einsamig, innen durch eine Wucherung des Endocarps an der Placenta fast quer gefächert mit hohlem oberen und den Samen beherbergendem unteren Fach. Same walzlich, Keimblätter flach, Keimling verschoben rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Kahle Kräuter von der Tracht der vorigen Gattung. Kleinasien.

Ist mit *Parlatoria* sehr nahe verwandt, was auch Baillon (1) zugibt, und beide trotzdem in ganz verschiedene Gruppen stellt.

6. Subtribus: *Isatidinae.*

(De Candolle, Systema II. 1821. p. 151 als Tribus)
Hayek, Flora von Steiermark. I. 1908. p. 499.

Frucht nicht aufspringend, mehr oder minder von der Seite zusammengedrückt, meist einfächerig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Seitliche Honigdrüsen an der Basis der kurzen Staubblätter ringförmig, mit den medianen zu einem geschlossenen Ring verschmolzen. Myrosinzellen im Mesophyll und am Leptom der Leitbündel. Haare einfach oder fehlend.

Die hierher gehörigen Gattungen stimmen sowohl im Bau der Honigdrüsen als im Fruchtbau und in der Verteilung der Myrosinzellen und endlich auch im Habitus miteinander überein und sind untereinander sicher nahe verwandt, auch die am meisten abweichende Gattung *Myagrum.* Schwieriger ist die systematische Stellung der ganzen Gruppe zu entscheiden. Die allerdings fast stets scheidewandlosen, aber deutlich angustisepten Früchte lassen an eine Verwandtschaft mit den *Lepidieae* denken, dagegen spricht aber das ganz abweichende Verhalten der Honigdrüsen, welches entschieden auf eine nahe Verwandtschaft mit den *Arabideae* hinweist, wo sie gleich voriger und folgender Subtribus als Gruppe mit hochgradig spezialisierten Fruchtformen ihren natürlichen Platz findet. In Bezug auf den Fruchtbau schließt sich *Myagrum* zwanglos an *Sobolewskia* an, ohne freilich sich von dieser Gattung direkt ableiten zu lassen, da das bei *Sobolewskia* fehlende Septum bei *Myagrum* im oberen Teile der Frucht wieder vorhanden ist; doch dürften beide Genera von gemeinsamen Stammformen abstammen. Durch völligen Schwund des Septums und flachgedrückte pleurorhize Samen weichen dann *Isatis* und die nächstverwandten Genera ab. Jedenfalls dürften die *Isatidinae* als eine durch Auftreten von Exo- und Endo-Idioblasten ausgezeichnete Parallelgruppe zu den *Parlatoriinae* und *Buniadinae* aufzufassen sein und eine hochgradig abgeleitete Subtribus der *Arabideae* darstellen.

47. **Myagrum.**

Linné, Spec. plant. Ed. 1. 1753. p. 640.
z. T. Medic, Pflanzengatt. 38. 1792.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde leicht gesackt. Kronblätter klein, gelb. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine einfache, außen offene, innen eingebuchtete Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring verbunden sind (Taf. IX, Fig. 21 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, pfriemlich. Frucht (Taf. IX, Fig. 21 a) nicht aufspringend, keilig-verkehrt-eiförmig, von der Seite schwach zusammengedrückt, an der Spitze beiderseits etwas aufgetrieben, oben zweifächerig mit leeren, aufgetriebenen Fächern, darunter einfächerig mit einem von der Seite herabhängenden Samen. Keimblätter flach oder etwas konkav, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll und am Leptom der Leitbündel. Haare fehlend.

Kahle Kräuter mit ganzrandigen, stengelumfassenden Blättern und verdickten Fruchtstielen. Mittelmeergebiet.

Der eigenartige Fruchtbau von *Myagrum* läßt sich nur mit dem von *Sobolewskia* vergleichen. Auch bei dieser Gattung ist die Frucht über dem einzigen Samen etwas blasig aufgetrieben und hohl; während aber bei *Sobolewskia* das Septum ganz fehlt, ist es bei *Myagrum* im oberen (leeren) Teile erhalten und teilt sich dann über dem Samen in zwei Blätter.

Wegen der etwas konkaven Kotyledonen ist schon oft die Meinung ausgesprochen worden, *Myagrum* könnte mit den *Brassiceae* verwandt sein. Dagegen sprechen aber so ziemlich alle Merkmale; vor allem reichen bei *Myagrum* die Fruchtklappen bis zur Spitze der Frucht, und ist von einer Schnabelbildung keine Spur zu bemerken; überdies ist der Bau der Honigdrüsen und die Verteilung der Myrosinzellen eine andere. In diesen beiden Merkmalen stimmt *Myagrum* mit *Isatis* überein, ebenso in der angustisepten, sonst freilich ganz anders gebauten Frucht und in den vegetativen Organen, so daß die Gattung wohl bei den *Isatidinae* ihren natürlichen Platz findet, wo sie zugleich in gewissem Sinne zu den *Parlatoriinae* (*Sobolewskia*) hinüberleitet.

48. **Isatis.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 670,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 301.

Kelchblätter etwas abstehend, gleich. Kronblätter kurz genagelt, gleich. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, innen und außen eingebuchtete Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden sind (Taf. IX, Fig. 22 b). Fruchtkoten sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe ausgerandet (Taf. IX, Fig. 22 a). Frucht ein nicht aufspringendes, von der Seite zusammengedrücktes, mehr oder minder keiliges, vorn meist abgestutztes Schötchen mit verdünntem Vorderrand, in der Mitte verdickt, ohne Scheidewand, mit einem hängenden Samen in der

Mitte. Keimblätter flach, Keimling rücken-, selten seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll und am Leptom der Leitbündel. Haare fehlend.

Ein- bis zweijährige Kräuter mit kahlen, stengelumfassenden Blättern, meist ästigen Blütentrauben und an dünnen Stielen hängenden Früchten.

Isatis ist mit *Myagrum* nur entfernt verwandt und läßt sich wegen des ganz anderen Fruchtbaues nicht direkt von dieser Gattung ableiten, hingegen ist es wahrscheinlich, daß beide von einer gemeinsamen Stammform mit einfacher gebauten, angustisepten Früchten abstammen.

Die nahe Verwandtschaft von *Isatis* mit *Myagrum* wurde auch bisher von fast allen Autoren anerkannt, in neuerer Zeit haben die Untersuchung der Honigdrüsen und der Eiweißschläuche diese Ansicht nur bestätigt.

Die Gattung *Chartoloma*, die sich von *Isatis* nur durch pleurorhizen Keimling unterscheidet, ist nicht aufrecht zu erhalten.

49. **Pachypterygium.**

Bunge in Linnaea. XIII. 1844. p. 155.

Kelchblätter gleich, nicht gesackt. Kronblätter gelb. Staubfäden einfach. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden sind. Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend. Frucht (Taf. IX, Fig. 23 a) ein nicht aufspringendes, ovales, von der Seite flachgedrücktes, einsamiges Schötchen mit ringsum wulstig verdicktem Rand. Same flach, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche an den Leitbündeln und im Mesophyll vorhanden. Kahle, einjährige Kräuter mit stengelumfassenden Blättern und hängenden Früchten. Zentralasien.

Die Gattung ist mit *Isatis* sehr nahe verwandt und kaum von ihr zu trennen. Den einzigen Unterschied bildet der wulstige, schwammig verdickte Rand der Frucht.

50. **Texiera.**

Jaubert et Spach, Illustr. pl. orient. II. T. 1. 1842. p. 1.

Kelchblätter abstehend, an der Basis nicht gesackt. Kronblätter gelblichweiß, Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubfäden je eine ringförmige, im Umriß fünfeckige, außen eingebuchtete Honigdrüse, die mit den in der Mitte vor den langen Staubblattpaaren schuppenförmig verbreiterten zu einem geschlossenen Ring verbunden sind (Taf. IX, Fig. 25 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend, Narbe schildförmig, seicht zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 25 a) ein verkehrt ei- bis birnförmiges Nüßchen mit stark verdickter, aus einem schwammigen Meso- und einem harten Endocarp bestehender Fruchtwand, außen glatt, kurz bespitzt, schmal berandet. Same einer, absteigend, Keimblätter

flach oder etwas konkav, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll und am Leptom der Leitbündel. Haare fehlend.

Kahles, blaugrünes, ästiges Kraut mit stengelumfassenden Blättern und dünnen, kurzen, herabgeschlagenen Fruchtstielen. Syrien.

Auch bei dieser Gattung sind die verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Isatis* klar und wohl außer allem Zweifel.

51. **Tauscheria.**

Fischer in De Candolle, Systema veg. II. 1821. 563.

Kelchblätter abstehend. Kronblätter gelb. Staubfäden frei, einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kurz walzliche, bogige Honigdrüse, ferner je eine mediane an der Außenseite der langen Staubblattpaare, die mit den lateralen verbunden sind. Fruchtknoten auf sehr kurzem Stielchen; Griffel kurz, kegelig, Narbe klein. Frucht (Taf. IX, Fig. 24 a) nicht aufspringend, eiförmig, durch den Griffel bespitzt, häutig geflügelt mit nach innen eingeschlagenen Flügeln, außen konvex, innen konkav und durch die eingeschlagenen Flügel rinnig, einsamig. Samen von der Spitze des Faches herabhängend. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen am Mesophyll und am Leptom der Leitbündel. Haare einfach. Einjähriges, kahles oder behaartes Kraut mit stengelumfassenden Blättern. Zentralasien.

Auch diese Gattung ist zweifellos mit *Isatis* nahe verwandt.

52. **Sameraria.**

Desvaux, Journ. bot. III. 1813. p. 161.

Kelchblätter nicht gesackt, abstehend. Kronblätter blaßgelb. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen offene Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden sind. Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, Narbe klein, seicht zweilappig. Frucht nicht aufspringend, oval bis kreisrund, von der Seite her flachgedrückt, rundum breit häutig geflügelt, in der Mitte dickwandig, an den Nähten gekielt oder geflügelt (Taf. IX, Fig. 26 a). Same einer, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen sowohl im Mesophyll als an dem Leitbündel sehr zahlreich. Einjährige, kahle Kräuter mit hängenden Früchten. Östliches Mittelmeergebiet, Westasien.

Zerfällt in zwei Sektionen:

a. *Eusameraria* Boissier.
   Nähte der Früchte gekielt.
b. *Tetrapterygium* (Fischer et May.)
   Frucht an den Nähten breit abstehend geflügelt, die Frucht daher vierflügelig. (Taf. IX, Fig. 26 a).

Die Sektion *Eusameraria* ist mit *Isatis* so nah verwandt, daß man sie auch mit dieser Gattung vereinigen könnte. Die Sektion

Tetrapterygium ist durch die vierflügeligen Früchte zwar sehr auffallend, aber sonst mit Sektion *Eusameraria* in jeder Beziehung übereinstimmend.

7. Subtribus: *Buniadinae.*

(De Candolle, Systema veg. II. 1821. p. 670 als Tribus)
Hayek, Flora von Steiermark. I. 1908. p. 500, mut. char.

Frucht ein meist nicht aufspringendes, meist vierkantiges Nüßchen ohne außen erkennbare Klappenränder, mit holzig verdickter Fruchtwand. Mediane und laterale Honigdrüsen vorhanden und meist zu einem geschlossenen Ring verbunden. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach.

In dieser Subtribus fasse ich eine Reihe von Gattungen zusammen, die durch die Gestalt der Honigdrüsen sich als zweifellos zu den *Arabideae* gehörig erweisen, im übrigen aber so hochgradig abgeleitete spezialisierte Fruchtformen besitzen, daß ihr Anschluß an bestimmte einfacher gebaute Genera kaum festzustellen ist. Auch untereinander sind die hierher gehörigen Genera meist nur lose verwandt. Am wahrscheinlichsten ist es, daß ihr Anschluß bei den *Parlatoriinae* zu suchen ist, mit denen sie auch in der Verteilung der Myrosinzellen übereinstimmen, während sie gerade bezüglich dieses Merkmales von den sonst nicht unähnlichen *Isatidinae* abweichen.

53. **Ochthodium.**

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 423.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, gelb. Staubfäden einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, innen und außen eingebuchtete Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring verbunden sind (Taf. IX, Fig. 32 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe ausgerandet. Frucht (Taf. IX, Fig. 32 a) ein rundlich-vierkantiges, holziges, nicht aufspringendes, an den Kanten und zwischen denselben unregelmäßig höckeriges Nüßchen mit derber, holziger Scheidewand. In jedem Fach ein von der Spitze des Faches herabhängender Same. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig oder verschoben seitenwurzelig. Haare einfach. Myrosinzellen im Mesophyll.

Ästige, nur an der Basis behaarte Kräuter mit leierförmig fiederspaltigen Blättern. Östliches Mittelmeergebiet.

Ochthodium weist unter allen *Buniadinae* insofern die einfachste Fruchtform auf, als die auch bei dieser Gattung nicht aufspringende Frucht noch regelmäßig zweifächerig ist. Die Gattung ist zweifellos mit *Bunias* und *Boreava* zunächst verwandt, was schon in den Systemen älterer Autoren [Bentham-Hooker (1), Baillon (1)] zum Ausdruck kommt und neuerdings von Bayer (1) betont wurde. Wieso Prantl (2) auf die Idee kommen konnte, die Gattung zu den *Lepidiinae* zu stellen, ist mir unverständlich.

54. **Bunias.**

Rob. Brown in Aiton, Hortus Kewensis. Ed. 2. IV. 1812. p. 75.

Kelchblätter aufrecht oder abstehend, am Grunde leicht gesackt. Staubfäden einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen seicht dreilappige Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden sind (Taf. IX, Fig. 27 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kegelig, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 27 a) eiförmig-vierkantig, in den Griffel pyramidenförmig verschmälert, mit schwammigem Meso- und steinhartem Endokarp, mit zwei übereinander oder vier paarweise übereinander liegenden Fächern; Scheidewände hart. In jedem Fach ein bis zwei Samen, Keimblätter spiralig eingerollt, Würzelchen ihnen am Rücken anliegend. Myrosinzellen chlorophyllführend, im Blattmesophyll. Haare ästig. Verzweigte Kräuter mit gezähnten oder fiederlappigen Blättern und vereinzelten Drüsenhöckern auf den Achsen. Mittelmeergebiet, Nordasien, Mitteleuropa.

Diese Gattung hat bisher in fast allen Systemen eine sehr isolierte Stellung eingenommen, und zwar wegen der spiralig eingerollten Keimblätter; nur bei Prantl gerät die Gattung unter die *Hesperidinae,* mit denen sie doch ganz gewiß nichts zu tun hat. Die zu einem geschlossenen Ring verschmolzenen Honigdrüsen weisen entschieden auf eine Verwandtschaft mit den *Arabideae,* speziell vielleicht mit den *Parlatoriinae,* ohne daß jedoch sich eine Verwandtschaft mit einer bestimmten Gattung nachweisen ließe. Hingegen läßt sie sich von *Ochthodium* leicht ableiten und ist auch mit *Boreava* zweifellos nahe verwandt.

55. **Boreava.**

Jaubert et Spach, Illustr. plant. orient. I. T. 2. 1842. p. 3.

Kelchblätter abstehend, schwach gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb. Staubfäden einfach. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen leicht eingebuchtete Honigdrüse, die mit den länglich-dreieckigen, medianen zu einem geschlossenen Ring verbunden sind. Fruchtknoten sitzend, Griffel kegelig, Narbe klein, seicht zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 28 a) ein eiförmig vierkantiges, in den Griffel pyramidenförmig verschmälertes, an den Kanten meist geflügeltes, hartschaliges, einsamiges Nüßchen mit holzigem Endokarp. Samenknospen zwei, die obere verkümmernd. Same hängend, Keimblätter konkav oder eingebogen, mit am Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll reichlich vorhanden. Kahles, ästiges Kraut mit stengelumfassenden Blättern. Östliches Mittelmeergebiet.

Boreava stimmt mit *Bunias* sowohl im Blütenbau, speziell in der Ausbildung der Honigdrüsen, derart überein, daß es eigentlich

merkwürdig scheint, daß bisher noch Niemand eine Verwandtschaft beider vermutet hat. Freilich darf nicht verhehlt werden, daß auch die trennenden Charaktere nicht unbedeutend sind. Vor allem die Keimlingslage, bei *Boreava* ist der Embryo notorhiz, bei *Bunias* hingegen sind die Keimblätter spiralig eingerollt, der Embryo also spirolob. Daß früher, als die Keimlingslage als Haupteinteilungsprinzip der Cruciferen Geltung hatte, die spirolobe Embryolage bei *Bunias* zu einer isolierten Stellung dieser Gattung im System führte, ist ganz selbstverständlich. Doch kommt diesem Merkmal ein so hoher systematischer Wert in diesem Falle gewiß nicht zu; es ist ganz begreiflich, daß die Keimblätter, wenn sie im Verhältnis länger, und insbesondere länger als der ihnen im Embryosack zur Verfügung stehende Raum sind, sich einbiegen oder einrollen müssen. Ein zweites trennendes Merkmal zwischen *Bunias* und *Boreava* ist ferner die zwei- bis vierfächerige Frucht bei ersterem, die einfächerige bei letzterem; doch ist das ein Merkmal, das mit der Reduktion der Zahl der Samenknospen Hand in Hand geht. Prantl (2) endlich trennt beide Genera weit auf Grund der Behaarung und stellt *Boreava* zu den durch einfache Haare charakterisierten *Sinapeae*, *Bunias* zu den durch ästige Haare ausgezeichneten *Hesperideae*. Letzteres ist von seinem Standpunkt aus ganz gerechtfertigt, *Boreava* hat aber überhaupt keine Haare!

56. **Goldbachia.**

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 576.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter blaßrosenrot. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, innen und außen etwas eingebuchtete Honigdrüse, außen vor den langen Staubblattpaaren je eine kleine mediane (Taf. IX, Fig. 29b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, zweischneidig, Narbe ausgerandet. Frucht (Taf. IX, Fig. 29a) auf herabgebogenem Stiele aufrecht, ein- bis dreisamig, ohne Scheidewand, nicht aufspringend, leicht gekrümmt, prismatisch vierkantig, unten rasch zugespitzt, oben in den kurzen Griffel schnabelartig verschmälert. Samen länglich, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig, Eiweißschläuche chlorophyllführend, im Mesophyll der Blätter. Kahles, einjähriges Kraut mit leierförmig-fiederteiligen Grundblättern. Persien und Sungarei.

Meiner Ansicht nach leicht mit den beiden vorigen Gattungen in Beziehungen zu bringen. Sowohl die Fruchtform zeigt eine gewisse Ähnlichkeit, als auch die Verteilung der Eiweißschläuche und die notorhizen Samen. Doch ist die Verwandtschaft gewiß keine allzu innige. Die Verwandtschaft mit *Cakile*, die Bentham und Hooker auf Grund der oft in der Fruchtmitte vorhandenen Einschnürung vermuten, besteht sicher nicht. Bei *Goldbachia* reichen die Fruchtklappen bis zur Spitze der Frucht, bei *Cakile* nehmen sie nur an der Bildung des unteren Fruchtgliedes teil.

57. **Schimpera.**

Hochstetter et Steudel in Endlicher, Genera plant. 1836—40. p. 889.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter gelb, klein. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, innen offene Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden sind (Taf. IX, Fig. 30b). Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 30a) auf keulig verdicktem, kurzem Stiel aufrecht, nicht aufspringend, einsamig, kugelig, knotig rauh, oben in einen seitlich zusammengedrückten, flachen, meist schief aufsitzenden Schnabel verschmälert. Unter dem Samen eine verkümmerte Samenknospe. Samen kurz walzlich, Keimblätter etwas konkav, mit in der Vertiefung liegendem Würzelchen. Eiweißschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit fiederteiligen Grundblättern. Östliches Mittelmeergebiet.

Die Früchte erinnern entfernt an die von *Vella* und *Carrichtera,* sind aber im Bau wesentlich verschieden, da bei *Schimpera* die Klappen an der Schnabelbildung teilnehmen, während bei *Vella* und *Carrichtera* die Klappen nur dem unteren (Valvar-) Gliede der Frucht angehören. Demnach kann auch die angedeutete Orthoplocie der Samen nicht als Beziehung zu den *Brassiceae* bez. *Vellinae* angesehen werden. Der Bau der Honigdrüsen ist der einer typischen Arabidee, und der Fruchtbau zeigt entfernte Anklänge an *Parlatoria* und *Goldbachia.* Inwiefern die Gattung mit *Euclidium* verwandt sein soll, wie Bentham und Hooker annehmen, ist mir nicht klar; die Ähnlichkeit in der Frucht ist doch rein äußerlich.

58. **Spirorhynchus.**

Karelin et Kiriloff in Bullet. soc. nat. Moscou. I. 1864. p. 160.

Kelchblätter aufrecht, gleich. Kronblätter schmal lineal, gelblichweiß. Die beiden kürzeren Staubblätter steril, die längeren paarweise miteinander verwachsen. Honigdrüsen sehr undeutlich, doch entschieden sowohl mediane als laterale ringförmige angedeutet. Griffel kurz, Narbe kurz, zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 31a) nicht aufspringend, einsamig, lang, verschiedenartig sichelig bis spiralig gebogen, in der Mitte spindelförmig verdickt, beidendig in einen langen zweischneidigen Schnabel ausgezogen. Same hängend im verdickten Teil der Frucht, walzlich. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche an den Gefäßbündeln und im Mesophyll vorhanden. Haare einfach. Zartes, einjähriges Kraut mit fiederteiligen Grundblättern und herabgebogenen Fruchtstielen. Westasien.

Es ist begreiflich, daß eine so hochgradig abgeleitete Form, als welche sich *Spirorhynchus* sowohl im Blüten- als im Fruchtbau erweist, nur sehr schwer zu irgend einer anderen Gattung in verwandtschaftliche Beziehung bringen läßt. Meiner Ansicht nach läßt sie sich noch am ehesten von Formen wie *Parlatoria rostrata,* also

Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen der *Arabideae* untereinander.

Thelypodieae

Blennodia *Sisymbrium*

Chamaeplium *Descurainia* *Eudema*

Smelowskia *Chrysochamela*

Redowskia *Alyssopsis*

Sisymbriinae

Erysimum

Syrenia *Greggia*

Erysiminae

Barbaraea

Roripa

Nasturtium *Armoracia*

Cardamine

Porphyrocodon *Cardaminopsis* *Dryopetalum?* *Leavenworthia*

Arabidopsis *Turritis* *Pseudovesicaria* *Platyspermum*

Cardamininae

Arabis

Aubrietia *Alliaria*

Wasabia *Eutrema*

Taphrospermum — *Aphragmus*

Arabidinae

Parlatoria

Physalidium *Sobolewskia*

Graellsia

Parlatoriinae

Ochthodium *Myagrum*

Bunias *Goldbachia* *Schimpera* *Isatis*

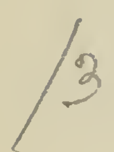
Boreava *Spirorhynchus* *Pachypterygium* *Texiera* *Sameraria*

Buniadinae

Tauscheria

Isatidinae

Arten mit langen, zugespitzten, nicht aufspringenden, schotenähnlichen Früchten ableiten, insofern als bei einer solchen Frucht durch Abort der Samen bis auf einen sich ähnliche Fruchtformen entwickeln können wie bei *Spirorhynchus.* Bentham-Hooker vermuten Beziehungen von *Spirorhynchus* zu *Raphanus.*



2. Tribus: Allysseae.

Grenier et Godron, Flore de France. I. 1848. p. 112. *(Alyssineae.)*

Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kugelige oder wulstförmige Honigdrüse, die mitunter paarweise zu einem die Basis des Staubblattes umgebenden Ring verschmolzen sind; mediane Honigdrüsen stets fehlend. Frucht eine zweiklappig aufspringende, seltener geschlossen bleibende oder in quere Glieder zerfallende Schote mit bis zur Spitze reichenden Klappen, oder ein aufspringendes oder geschlossen bleibendes latiseptes Schötchen. Epidermiszellen der Scheidewand oft mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. Keimblätter flach. Narbe zweilappig, über den Plazenten verbreitert.

Während bei den Gattungen der vorigen Tribus fast stets laterale und mediane Honigdrüsen vorhanden sind, und nur bei einigen abgeleiteten Gattungen, deren nahe Verwandtschaft mit anderen in diese Tribus gehörigen evident ist, fehlen, sind bei dieser Tribus stets nur seitliche Drüsen vorhanden und die medianen fehlen immer. Die nahe Verwandtschaft der Subtribus der *Hesperidinae* (in welche ich Prantls *Malcolmiinae* z. T. einbeziehe) mit den *Alyssinae* ist schon von vielen Autoren anerkannt worden; tatsächlich stimmen sie in sehr vielen Merkmalen (Honigdrüsen, Behaarung, Epidermiszellen der Scheidewand) miteinander überein und unterscheiden sich eigentlich nur durch die lange Frucht bei den *Hesperidinae*, die kurzen Schötchen bei den *Alyssinae.* Die Subtribus der *Luariinae* weicht von den *Hesperidinae* vor allem in der Verteilung der Eiweißschläuche ab, zeigt aber sonst viele Beziehungen zu ihnen.

Wenn demnach die hier unter dem Namen *Alysseae* zusammengefaßten Gruppen anscheinend zweifellos zusammengehören, ist ihre entwicklungsgeschichtliche Ableitung von anderen Cruciferentypen minder leicht. Vielleicht lassen sie sich von gewissen Typen der *Thelypodieae* mit nur seitlichen Honigdrüsen, wie *Macropodium,* ableiten. Andrerseits ist aber die eigentümliche Mittelstellung hervorzuheben, die die Gattung *Cheiranthus* zwischen den *Arabideae (Erysiminae)* und den *Alysseae (Hesperidinae),* speziell zwischen *Erysimum* einerseits, *Hesperis* und *Matthiola* andrerseits, einnimmt. In nahezu allen Merkmalen mit *Matthiola* übereinstimmend, zeigt *Cheiranthus* allein unter allen *Hesperidinae* parallele, langgestreckte Epidermiszellen der Scheidewand; von *Erysimum,* dem es im Habitus und der Art der Behaarung gleicht, weicht es wieder durch ganz anders gestaltete Honigdrüsen, die wie bei *Matthiola* gestaltet sind,

die abweichend ausgebildete Narbe und endlich auch durch pleurorhize Samen ab, wenngleich letzteres Merkmal, wie Wettstein (1) nachgewiesen hat, nicht ganz durchgreifend ist. Mit beiden Gattungen bildet *Cheiranthus* Bastarde: *Cheiranthus Cheiri* × *Erysimum erysimoides (pannonicum)* wurde von Wettstein (1) beschrieben, *Hybride* zwischen *Cheiranthus* und *Matthiola* sind seit langer Zeit als Zierpflanzen sehr beliebt. Ich habe lange geschwankt, welche Stellung im System der Gattung *Cheiranthus* einzuräumen sei, bin aber schließlich doch zur Überzeugung gelangt, daß sie bei den *Hesperidinae*, insbesondere auf Grund des Baues der Honigdrüsen, ihren natürlichen Platz hat.

Möglich ist es nun, daß wir in *Cheiranthus* tatsächlich ein Bindeglied zwischen den *Alysseae* und den *Arabideae* erblicken können,[1]) und daß letztere, wenn auch nicht direkt von *Cheiranthus*, so doch von nahestehenden ausgestorbenen Typen abgeleitet werden können. Doch will ich dies keinesfalls als sichergestellt angesehen wissen, da, wie gesagt, eine Ableitung der *Alysseae* direkt von den *Thelypodieae* auch denkbar wäre.

1. Subtribus: *Hesperidinae.*

(Prantl in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenf. III. 2. 1891. p. 155 als Subtribus der *Hesperideae*)
Hayek, Flora von Steiermark. I. 1908. p. 502.

Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstige oder pyramidale Honigdrüse, die oft zu einem Ring verschmolzen sind. Mediane Drüsen fehlen. Frucht eine lineale oder pfriemliche, aufspringende oder geschlossen bleibende, mehrsamige Schote. Epidermiszellen der Scheidewände meist mit zahlreichen parallelen Scheidewänden. Eiweißschläuche chlorophyllfrei, an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare meist ästig. Keimblätter flach, Keimling seiten- oder rückenwurzelig.

Diese Subtribus umfaßt die *Hesperidinae* und *Malcolmiinae* Prantls (2) mit Ausschluß einiger weniger nicht hierher gehöriger Gattungen, wie *Bunias, Braya, Christoleia.* Der einzige Unterschied, der zwischen den beiden Prantlschen Subtribus besteht, ist das Fehlen von Drüsenhaaren bei den *Malcolmiinae,* das Vorhandensein von solchen bei den *Hesperidinae,* ein Merkmal, dem ich einen so hohen systematischen Wert nicht beimessen kann, werden doch dadurch so nah verwandte Gattungen wie *Matthiola* und *Diceratella, Hesperis* und *Malcolmia* weit auseinander gerissen.

60. **Cheiranthus.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 661.
Genera plant. Ed. 5. 1754. p. 295.
incl. *Dichroanthus* Webb, Phyt. Canar. I. 65. I. 5. 61.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb oder rosenrot, Staubfäden einfach. Laterale Honig-

[1]) Die Ansicht gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß es Erysimumarten mit abortierten medianen Drüsen gibt. Vergl. Velenovsky (1) und Schweidler (2).

drüsen zu einem die Basis der kurzen Staubblätter umgebenden, beiderseits gelappten Ring verschmolzen (Taf. IX, Fig. 33 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe tief zweilappig mit abstehenden Lappen. Frucht (Taf. IX, Fig. 33 a) eine lineale, flache oder vierkantige, zweiklappig aufspringende Schote, Klappen derselben mit starkem Mittelnerv. Scheidewand ziemlich derb, Epidermiszellen derselben (Taf. IX, Fig. 33 c) langgestreckt, parallel, dickwandig. Samen einreihig, flach, berandet oder schmal geflügelt; Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen chlorophyllfrei, an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare zweispitzig. Stauden oder Halbsträucher mit lanzettlichen Blättern. Mittelmeergebiet bis Zentralasien.

Auf die Beziehungen, die zwischen *Cheiranthus* und *Erysimum* einerseits, *Hesperis* und *Matthiola* andererseits bestehen, habe ich bereits oben hingewiesen. Die Ähnlichkeit im Bau der Honigdrüsen zwischen *Matthiola* und *Cheiranthus* ist eine so große, daß es unnatürlich wäre, beide Gattungen weit zu trennen. Erwähnt sei noch, daß bei dem von Wettstein beschriebenen Bastard zwischen *Erysimum* und *Cheiranthus* die typische Gestalt der lateralen Honigdrüsen von *Cheiranthus* vollkommen erhalten bleibt, und sich an diese die länglichen medianen Drüsen (von *Erysimum*) anschließen.

Wenn ich hier im Systeme nicht *Matthiola* direkt an *Cheiranthus* anschließe, sondern eine ganze Reihe anderer Gattungen dazwischenstelle, hat dies seinen Grund darin, daß es eben unmöglich ist, in linearer Reihenfolge alle Genera dem natürlichen System entsprechend anzuordnen. An *Cheiranthus* mußten *Hesperis, Malcolmia* und *Matthiola* direkt angeschlossen werden, und nur bei einer Gattung ist das möglich. Da nun aber an *Matthiola* sich weder direkt eine Reihe von Formen anschließt, die hochgradige Anpassungsmerkmale an den Früchten aufweisen und als stark abgeleitete an das Ende der Subtribus gestellt werden müssen, ist es nicht anders möglich als zwischen *Cheiranthus* und *Matthiola* eine Reihe anderer Gattungen einzuschalten.

61. **Jodanthus.**

Torrey et Gray, Flora of North-America. I. 1838. p. 72.

Kelchblätter aufrecht, die äußeren an der Spitze gehörnt. Kronblätter lang genagelt, violett. Staubfäden einfach. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, innen eingebuchtete und gegen die langen Staubblätter einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse (Taf. IX, Fig. 34 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz zweilappig. Frucht eine lineale, zweiklappig aufspringende Schote; Klappen derselben gewölbt, mit deutlichem Mittelnerv; Scheidewand derb, Epidermiszellen derselben unregelmäßig länglich, mit welligen Seitenwänden. Samen einreihig, länglich; Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare einfach. Ausdauernde hohe Staude mit ungeteilten oder etwas leierförmigen Blättern. Atlantisches Nordamerika.

Stimmt sowohl im Bau der Honigdrüsen als im Habitus mit *Hesperis* überein, unterscheidet sich aber durch den seitenwurzeligen Keimling und die (nach Prantl 2) andersgestalteten, an *Barbarea* erinnernden Epidermiszellen der Scheidewand. Leider liegen mir keine Exemplare mit nur halbwegs reifen Früchten vor, so daß ich letzteres Merkmal nicht nachprüfen kann. Prantl stellt die Pflanze zu den *Cardamininae,* was mir unnatürlich vorkommt.

62. Hesperis.

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 663,
Genera plant. Ed. 5. 1754. p. 297.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, lila, weiß oder gelblich. Staubfäden einfach, die der längeren Staubblätter flach. Seitliche Honigdrüsen zu je einem die Basis der kurzen Staubblätter umgebenden, außen dreilappigen, innen eingebuchteten Ring verwachsen (Taf. IX, Fig. 35b), mediane fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe tief zweilappig, Lappen oval, aneinander anliegend. Frucht (Taf. IX, Fig. 35a) eine lineale, stielrunde oder schwach vierkantige, schwach von der Seite zusammengedrückte, zweiklappig aufspringende Schote, Klappen derselben gewölbt, mit deutlichem Mittelnerv. Scheidewand zart, ohne Faserschicht, Epidermiszellen derselben (Taf. IX, Fig. 35c) mit zahlreichen queren, parallelen Teilungswänden. Samen einreihig, länglich, gedunsen, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen chlorophyllfrei, an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig, oft mit einfachen gemischt, oft auch Drüsenhaare vorhanden. Zwei- bis mehrjährige Kräuter mit ungeteilten bis fiederspaltigen Blättern. Mittelmeergebiet, Nord- und Zentralasien.

Hesperis zeigt gegenüber zahlreichen anderen Gattungen der *Hesperidinae* noch eine Reihe ursprünglicher Merkmale, so die mächtig entwickelten Honigdrüsen und rückenwurzelige Samen, sowie eine ziemlich ursprüngliche Fruchtform ohne besondere Anpassungsmerkmale an Verbreitung durch Tiere oder xerophile Lebensweise.

63. Clausia.

Trotzky, Index sem. Kasan. 1839.

Kelchblätter gesackt. Kronblätter purpurn, lang genagelt. Laterale Honigdrüsen die Basis der kurzen Staubblätter ringförmig umgebend, außen offen (Taf. IX, Fig. 36b), mediane fehlend. Griffel mit verlängerten Lappen. Frucht eine zweiklappig aufspringende, flache Schote; Klappen derselben mit undeutlichem Mittelnerv. Scheidewand mit deutlicher Faserschicht und mit zahlreichen, parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, flach, gerandet, Keimblätter flach, Keimlinge seitenwurzelig. Myrosinzellen an die Leitbündel gebunden. Ausdauernde Gewächse

mit großen Blüten und ungeteilten oder gezähnten Blättern. Haare einfach, Drüsenhaare vorhanden. Zentral- und Nordasien.

Ein der vorigen Gattung sehr nahestehendes Genus, das sich von jener hauptsächlich durch die seitenwurzeligen Samen unterscheidet.

64. **Parrya.**

Robert Brown in Parrys Voyage App. 1824. p. 268,
incl. *Neurotoma* Andrz. in DC. Prodr. I. 1815. p. 156,
Leiospora C. A. Mey. in Led. Fl. Alt. III. 27,
Ennania in Linnaea. VI. 1834. 533,
und *Pachyneurum* Bge. in Linnaea. XIV. 1842. 121.

Kelchblätter abstehend, die seitlichen am Grunde oft gesackt. Kronblätter groß, lang genagelt, weiß bis purpurn. Staubfäden einfach, frei. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, außen offene Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe zweilappig, mit verlängerten, verwachsenen Lappen. Frucht (Taf. IX, Fig. 37a) eine längliche bis lineale, vom Rücken her zusammengedrückte Schote; Klappen flach, mit deutlichem Mittelnerv, netzaderig. Scheidewand mit Faserschicht und mit mit zahlreichen parallelen Teilungswänden versehenen Epidermiszellen. Samen zwei- oder einreihig, flach, geflügelt oder ungeflügelt; Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare zweispitzig oder einfach. Ausdauernde Arten mit ungeteilten oder fiederteiligen Blättern und oft blattlosem Schaft. Arktis, Hochgebirge Zentralasiens.

Diese und die ihr sehr nahestehende vorige Gattung unterscheiden sich von *Hesperis* vorwiegend durch die flachgedrückten Schoten und die dadurch bedingten seitenwurzeligen Samen. Die flachen Schoten erinnern an gewisse *Lunariinae,* speziell an *Christolea,* wohin ich die Gattung auch früher (Hayek 2) stellen zu müssen glaubte, doch hat die Untersuchung der Myrosinschläuche ihre nähere Verwandtschaft mit *Hesperis* erwiesen.

65. **Atelanthera.**

Hooker fil. et Thomson in Journal of the Linnean society.
V. 1861. p. 138.

Kelchblätter gleich, aufrecht. Kronblätter lineal-spatelig, weiß, Staubfäden frei, die längeren mit einfachen Antheren. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine länglich-wulstige Honigdrüse, mediane Drüsen fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 45a) eine lineale, schwach vom Rücken zusammengedrückte Schote mit schwach gewölbten, schwach einnervigen Klappen. Scheidewand dünn, ohne Faserschicht, mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, etwas zusammengedrückt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar. Haare zweispitzig.

Ein einjähriges Kraut mit linealen, ungeteilten Blättern. Westliches Tibet. Wahrscheinlich mit vorigen Gattungen nahe verwandt.

66. Malcolmia.

Rob. Brown in Aiton, Hortus Kewensis. Ed. 2. IV. 1812. p. 121, Règles internat. de la nomenclat. botan. p. 80.
Wilckia Scop. Introd. 317.
Strigosella Boiss. Diagn. pl. or. Ser. 2. IV. 22.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen oft etwas breiter als die medianen und am Grunde leicht gesackt. Kronblätter weiß oder lila. Staubfäden frei oder die längeren paarweise miteinander zusammenhängend, aber nicht völlig verwachsen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine, pyramidenförmige Honigdrüse (Taf. IX, Fig. 39 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz zylindrisch, Narbe seichter oder tiefer zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 39 a) eine lineale, zweiklappig aufspringende, zylindrische Schote mit mitunter sich nur wenig ablösenden dreinervigen Klappen. Scheidewand derb, mit Faserschicht und mit zahlreichen parallelen Teilungswänden versehenen Epidermiszellen. Samen ein- oder am Grunde der Frucht zweireihig, länglich oder kugelig, mitunter geflügelt. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen chlorophyllfrei, an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig, Drüsenhaare fehlen. Einjährige Kräuter mit ungeteilten Blättern und oft stark verdickten Fruchtstielen. Mittelmeergebiet, Westasien.

Bedarf dringend einer monographischen Durcharbeitung. Prantl (2) unterscheidet zwei Sektionen nach der Gestalt der Narbe.

67. Eremobium.

Boissier, Flora orient. I. 1867. p. 156.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde etwas gesackt. Kronblätter klein, rosenrot. Staubfäden einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine Honigdrüse, mediane Drüsen fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe zweispitzig. Frucht (Taf. IX, Fig. 53 a) eine zweiklappig aufspringende, lineale, stielrunde Schote; Klappen derselben gewölbt, mit schwachem Mittelnerv, zwischen den Samen etwas vertieft. Samen kreisrund, häutig geflügelt. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar. Haare ästig.

Ästige Kräuter mit ungeteilten Blättern. Nordafrika.

Eremobium dürfte wohl mit *Malcolmia* zunächst verwandt sein, mit welcher Gattung es auch von Baillon vereinigt wird.

68. Cryptospora.

Karelin et Kiriloff in Bullet. de l'assoc. de naturalistes Moscou. I. 1842. p. 160.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter klein, weiß. Staubfäden frei, einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter

je eine halbmondförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 40 a) eine stielrunde, nicht aufspringende und nicht in Glieder zerfallende, zwischen den Samen eingeschnürte, 5—6 gliedrige, gekrümmte Schote; Klappen konvex; Scheidewand dick, wellig hin- und hergebogen, ohne Faserschicht, mit zahlreiche parallele Querteilungen aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen an die Gefäßbündel gebunden. Haare ästig. Einjährige, reichästige Kräuter mit länglichen, ungeteilten Blättern und verdickten aufrechten Fruchtstielen. Songarei.

Ist jedenfalls von *Malcolmia* abzuleiten.

69. **Morettia.**

De Candolle, Regni veget. Systema nat. II. 1821. p. 426.[1])

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lineal, blaßrosa. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine, halbmondförmige Honigdrüse (Taf. IX, Fig. 41 b). Fruchtknoten auf kurzem, dickem Stielchen, Griffel sehr kurz, Narbe zweispitzig. Frucht (Taf. IX, Fig. 41 a) eine vierkantige, gerade, zweiklappig aufspringende Schote, Klappen derselben gewölbt, dreinervig, netzaderig, innen zwischen die Samen vorspringend und dadurch die Schote quer gefächert. Scheidewand derb, mit deutlicher Faserschicht und mit mit zahlreichen parallelen Teilungswänden versehenen Epidermiszellen. Samen zahlreich, länglich, schwach zusammengedrückt. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig, Drüsenhaare fehlen. Ästige, dicht sternhaarig rauhe bis filzige Kräuter. Nordafrika, Arabien.

Weicht von den meisten bisher besprochenen Gattungen durch die seitenwurzeligen Keimlinge ab, ist aber sonst nach allen Merkmalen eine typische Hesperidinee.

70. **Matthiola.**

Robert Brown in Aiton, Hortus Kew. Ed. 2. IV. 1812. p. 119.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen an der Basis gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß, purpurn oder violett. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, außen und innen verdickte und gegen die langen Staubblätter zu einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse, die paarweise einander sehr genähert sind und fast zusammenschließen

---

[1]) Ursprünglich hat De Candolle diese Gattung *Tucnexia* genannt; doch ließ er das Blatt im Systema, wo auf Seite 426—27 dieser Name publiziert wurde, durch ein anderes ersetzen. In dem der k. k. zoolog. bot. Gesellschaft gehörigen Exemplar ist das ursprüngliche Blatt noch erhalten. Sollte dieses Blatt noch allgemein verbreitet sein, müßte wohl der Name *Tuncnexia* erhalten bleiben.

(Taf. IX, Fig. 42 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel fast fehlend. Narbe zweilappig, unter den Narbenlappen jederseits je ein kleiner hörnchenförmiger, bis zur Fruchtreife bleibender Fortsatz. Frucht (Taf. IX, Fig. 42 a) eine lineale, rundliche, vom Rücken zusammengedrückte, zweiklappig aufspringende Schote; Klappen derselben mit schwachem Mittelnerv, undeutlich längsnervig. Scheidewand ziemlich derb, mit Faserschicht und mit zahlreichen, parallele quere Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, flach, oft häutig berandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden, Haare ästig, Drüsenhaare vorhanden. Westeuropa, Mittelmeergebiet, Kap.

Matthiola schließt sich einerseits an *Cheiranthus,* andrerseits an *Hesperis* eng an. Von *Cheiranthus,* mit der die Gattung sowohl in den meisten Merkmalen und auch im Habitus übereinstimmt, unterscheidet sie sich durch den abweichenden Bau der Scheidewand, von *Hesperis* vor allem durch die seitenwurzeligen Samen. Von beiden genannten Gattungen ist sie überdies durch die eigentümlichen, hörnchenartigen Anhängsel unter den Narbenlappen verschieden. Dieses Merkmal, bez. andere Auswüchse an der Spitze oder der Basis der Frucht, kommt auch allen folgenden Gattungen zu, so daß somit *Matthiola* anscheinend den Ausgangspunkt einer eigenen Entwicklungsreihe darstellt.

71. **Diceratella.**

Boissier, Flora orientalis. I. 1867. p. 313.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, rosenrot. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, die gegen die langen Staubblätter zu einen kurzen, aufrechten Fortsatz entsenden. Fruchtknoten sitzend, Narbe sitzend, zweilappig. Unter der Narbe jederseits ein kleiner hörnchenförmiger, leicht aufwärtsgebogener, an der Frucht bleibender Fortsatz. Frucht (Taf. IX, Fig. 43 a) eine leicht gebogene, vierkantige, kaum aufspringende Schote mit innen zwischen den Samen vorspringenden einnervigen Klappen. Scheidewand derb, mit Faserschicht und mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, flach kugelig, unberandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig, Drüsenhaare fehlen.

Halbstrauch mit ungeteilten Blättern. Persien, Sokotra.

Steht entschieden der Gattung *Matthiola* sehr nahe und unterscheidet sich von derselben im Wesentlichen nur durch die stärkere Ausbildung der hörnchenförmigen Fortsätze an der Fruchtspitze. Auch mit *Notoceras* ist *Diceratella* entschieden nahe verwandt, doch scheint mir die Vereinigung beider, wie sie Baillon vornimmt, nicht gerechtfertigt.

72. **Parolinia.**

Webb in Annales d. sc. nat. Sér. 2. XIII. T. 3. 1840. p. 133.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, hell rosenrot. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine walzlich-halbmondförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, mit kurzem Griffel und kopfiger Narbe, ohne Anhängsel an der Spitze. Frucht (Taf. IX, Fig. 44 a) eine lineale, stielrunde, nicht aufspringende Schote, deren Klappen an der Spitze je ein gerade vorgestrecktes, lineales, der Frucht an Länge ungefähr gleichkommendes, den Griffel weit überragendes, an der Spitze zweispaltiges Anhängsel tragen, das am Fruchtknoten noch nicht zu sehen ist. Klappen der Frucht innen durch Vorsprünge quer gefächert. Septum mit Mittelnerv. Samen einreihig, fast kugelig. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen unbekannt. Haare ästig. Drüsenhaare fehlen.

Halbstrauch mit linealen Blättern. Kanarische Inseln.

Diese auffallende Gattung mit ihrer monströsen Fruchtform ist zweifellos von der vorigen abzuleiten, falls sie überhaupt aufrecht zu erhalten ist. Die von Webb gegebene schöne Abbildung dieser von mir nicht gesehenen und anscheinend nie mehr wieder gesammelten Pflanzen macht jedoch, offen gestanden, auf mich den Eindruck, als ob es sich um eine Monstrosität handeln würde. Die Früchte sehen gerade so aus, als ob jede der zwei Klappen in ihrem oberen Teile selbständig einen Griffel mit Narbe ausbilden würde, daneben ist freilich zwischen beiden der normale Griffel mit der Narbe ebenfalls vorhanden. Jedenfalls ist die Pflanze einer gründlichen Nachuntersuchung wert.

73. **Notoceras.**

Rob. Brown in Aiton, Hort. Kew. Ed. 2. IV. 1872. p. 117.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter klein, lineal, weiß. Staubfäden einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter beiderseits je eine kleine pyramidenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz. Frucht (Taf. IX, Fig. 46 a) eine kaum aufspringende, kurze, vierkantige Schote; Klappen derselben gekielt, an der Spitze mit je einem kurz dreieckigen Anhängsel, innen durch Vorsprünge quer fächerig. Scheidewand derb, mit Fasernetz, und mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, unberandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen an das Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig, keine Drüsenhaare. Liegendes, ästiges übergipfeliges Kraut mit ungeteilten Blättern und kurzgestielten, angedrückten Früchten. Mittelmeergebiet.

Notoceras ist wohl zweifellos mit *Diceratella* verwandt, stellt aber meiner Ansicht nach dieser gegenüber keine ursprüngliche, sondern eine abgeleitete, reduzierte Form dar. Ob *Notoceras sinuata* aus Somali wirklich zu *Notoceras* gehört, oder nicht besser zu *Diceratella* zu stellen wäre, will ich dahingestellt sein lassen.

74. **Tetracme.**

Bunge, Delic. sem. a. 1836 in Hort. bot. Dorpat. coll.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, gelb. Staubfäden frei, einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine, kurz pyramidenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Narbe fast sitzend, zweilappig. Unter der Narbe jederseits zwei kurze, hörnchenartige, bis zur Fruchtreife bleibende Anhängsel. Frucht (Taf. IX, Fig. 47 a) eine walzliche, gerade oder gekrümmte, schwach vierkantige, unter der Spitze vierhörnige, zweiklappig aufspringende Schote; Klappen derselben gewölbt, dreinervig, die seitlichen Nerven kräftig, in die Hörnchen auslaufend. Scheidewand dünn, mit Faserschicht und mit zahlreiche parallele quere Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, etwas flach, unberandet. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig mit oft seitlich verschobenem Würzelchen. Eiweißschläuche unbekannt. Haare ästig. Einjährige Kräuter mit ungeteilten Blättern und kurzgestielten, der Spindel angedrückten Früchten. Westliches Zentralasien.

Steht gleichfalls den voranstehenden Gattungen nahe.

75. **Tetracmidium.**

Korschinsky in Bullet. de l'Acad. d. sciences St. Petersburg. V. Ser. IX. 1898. p. 421.

Kelchblätter abstehend, am Grunde nicht gesackt. Keimblätter kurz genagelt. Staubfäden einfach. Fruchtknoten oval, einfächerig, mit vier hängenden Samenknospen. Narbe ungeteilt. Frucht länglich, vierkantig, einfächerig, nicht aufspringend, mit vier Hörnchen an der Spitze.

Soll sich von *Tetracme* hauptsächlich durch die nicht aufspringende Frucht unterscheiden.

2. Subtribus: *Brayinae.*

Hayek, hoc loco.

Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstige oder pyramidale Honigdrüse, mediane Drüsen fehlend. Frucht eine lineale, mehr oder minder walzliche, zweiklappig aufspringende, oder in quere Glieder zerfallende Schote. Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen Scheidewänden. Myrosinzellen im Mesophyll oder fehlend, und dann in den Schließzellen reichlich Eiweiß vorhanden. Haare meist ästig. Keimblätter flach, Keimling seiten- oder rückenwurzelig.

In dieser Gruppe fasse ich eine Reihe von Gattungen zusammen, die mit denen der vorigen Subtribus in nahen verwandtschaftlichen Beziehungen stehen, aber durch die Lokalisation der Myrosinschläuche abweichen; sie stehen also zueinander in ähn-

lichem Verhältnis wie die *Arabidinae* zu den *Cardamininae*. Wenn auch einige der Gattungen dieser Tribus zu denen der vorigen anscheinend in engsten verwandtschaftlichen Beziehungen stehen, wie z. B. *Cryptospora* zu *Matthiola*, so glaube ich doch bei der doch ziemlich hochgradigen Verschiedenheit im anatomischen Bau, der sich auch bei anderen Gattungen geltend macht, daß diese Verwandtschaft keine so innige ist, wie es den Anschein hat.

76. **Braya.**

Sternberg u. Hoppe bei De Candolle, Regni veg. Systema II, 1821. p. 210.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter weiß oder rötlich bis purpurn. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine, kurz pyramidenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend. Griffel sehr kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 48a) eine zweiklappig aufspringende, kurze, zylindrische Schote. Klappen derselben gewölbt, oft über den Samen etwas höckerig, mit deutlichem Mittelnerv, schwach netzaderig. Scheidewand derb, mit Faserschicht und mit zahlreiche parallele, dicke Querwände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, rundlich, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen chlorophyllführend, im Mesophyll der Blätter. Haare ästig. Ausdauernde, wenig behaarte, kleine Pflanzen mit ungeteilten Grundblättern, meist blattlosem Schaft und in dichter Traube stehenden Blüten. Arktisches Gebiet, Hochgebirge Zentralasiens und Europas.

In diesem Umfange, d. h. mit Ausschluß der zu *Sisymbrium* bez. *Descurainia* gehörenden, sich um *Braya pinnatifida* und *supina* scharenden Arten, stellt *Braya* eine Gattung dar, die auf Grund der Gestalt der Honigdrüsen und der Epidermis der Fruchtscheidewand unbedingt zu den *Alyssineae* gehört; nach der Fruchtform wäre sie zu den *Hesperidinae* zu stellen, von denen sie aber durch die Verteilung der Eiweißschläuche weit abweicht.

77. **Pseudobraya.**

Korschinsky in Mem. Acad. scienc. St. Petersb. Ser. 8. IV. 1896. p. 18.

Kelchblätter ungleich, am Grunde etwas gesackt. Kronblätter verkehrt-eiförmig, abgerundet oder ausgerandet. Staubfäden frei, einfach. Schötchen kugelig-eiförmig, etwas spitzig, in den kurzen Griffel übergehend; Klappen desselben stark gewölbt, dick, an der Basis gesackt, netznervig; Scheidewand schwammig. Samen in jedem Fach zwei bis drei.

Dicht rasige, ausdauernde Pflanzen mit blattlosem Schaft. Pamir.

Soll nach dem Autor mit *Braya* zunächst verwandt sein. Mir unbekannt.

Englerocharis.

Muschler in Englers Bot. Jahrb. XI. 1907. p. 27.

Kelchblätter bleibend, spärlich weißhaarig; Kronblätter an der Basis verschmälert. Schötchen oval oder oval-lanzettlich. Klappen konvex, mit mehr oder minder deutlichem Mittelnerv. Griffel lang, schlank, mit wenig breiter Narbe.

Kräuter mit blattlosem, aus der Achsel der graubehaarten, breit eiförmigen, gegen die Basis verschmälerten Grundblätter entspringenden Blütenschäften. Peru.

Mir unbekannt. Soll nach Angabe des Autors mit *Braya* zunächst verwandt sein. Ob aber die Pflanze nicht zu den *Physariinae* gehört?

79. Leptaleum.

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 510.

Kelchblätter lineal, aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lineal, weiß. Die Staubfäden der längeren Staubblätter paarweise bis zur Spitze miteinander verwachsen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine einander an der Innenseite genäherte eiförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe zweilappig, mit verwachsenen Lappen. Frucht (Taf. IX, Fig. 49a) eine lineale, nicht oder kaum aufspringende Schote; Klappen derselben schwach gewölbt, mit deutlichem Mittelnerv und netzaderig. Scheidewand schwammig, mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen zahlreich, klein, zweireihig, länglich, zusammengedrückt. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar, in den Schließzellen meist vorhanden. Haare ästig. Drüsenhaare fehlen. Einjähriges, reichästiges Kraut mit feinzerteilten Blättern und von Deckblättern durchsetzter Traube. Östliches Mittelmeergebiet.

Trotz zahlreicher Anpassungsmerkmale weist *Leptaleum* doch wieder eine Reihe phyletisch alter Merkmale auf, so die zweireihigen Samen und die deckblätterige Traube, so daß ich die Gattung unter den *Brayinae* an ziemlich früher Stelle einreihen zu müssen glaube, doch bestehen gewiß auch zu *Braya* selbst verwandtschaftliche Beziehungen.

80. Fedschenkoa.

Regel, Plant. nov. Fedschenk. 1882. p. 8.

Kelchblätter schwach gesackt. Kronblätter hellpurpurn. Die längeren Staubblätter paarweise miteinander verwachsen. Griffel kurz, Narbe zweilappig, mit aufrechten Lappen. Frucht eine lineale, gedrehte, holperige Schote. Klappen derselben nervenlos, über den Samen halbkugelig aufgetrieben. Scheidewand hyalin, mit zahlreichen, parallele Scheidewände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig.

Myrosinzellen unbekannt. Haare teils einfach, teils ästig. Einjähriges Kraut mit ungeteilten Blättern. Turkestan.

Die verwachsenen längeren Staubblätter, die dünne Scheidewand und der Habitus lassen eine Verwandtschaft mit *Leptaleum* vermuten.

81. **Streptoloma.**

Bunge in Arbeit. naturf. Gesellsch. Riga. I. 1847. p. 155.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter klein, weiß. Staubfäden frei, die längeren an der Spitze nach außen flügelig verbreitert. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine, kurz pyramidale Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend, Narbe sitzend, zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 50 a) eine lineale, zweiklappig aufspringende, zwischen den Samen etwas eingeschnürte Schote. Klappen derselben konvex, undeutlich einnervig. Scheidewand zart, ohne Faserschicht, mit mit zahlreichen parallelen Scheidewänden versehenen Epidermiszellen. Samen einreihig, hängend, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar. Haare zweispitzig. Kleines, zartes, einjähriges Kraut mit spateligen, schmalen Blättern und kleinen, in armblütigen Trauben stehenden Blüten. Transkaspische Steppen.

82. **Lepidostemon.**

Hooker fil. et Thomson in Journal of the Linnean society. V. 1861. p. 156.

Kelchblätter abstehend, am Grunde nicht gesackt. Kronblätter gelb. Staubfäden frei, alle mit einem breiten, häutigen, zweispitzem Anhängsel. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine pyramidenförmige Honigdrüse, mediane Drüsen fehlen. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 51 a) eine lineale, zweiklappig aufspringende Schote mit flachen Klappen. Scheidewand dünn, ohne Faserschicht. Samen einreihig, länglich, zusammengedrückt. Eiweißschläuche im Blattmesophyll. Haare ästig. Kleine, einjährige Kräuter mit langgestielten Blüten. Hochregion des östlichen Himalaya.

83. **Dontostemon.**

Andrzeiovsky in De Candolle, Prodromus system. veg. I. 1825. p. 190.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter weiß oder lila. Staubfäden der längeren Staubblätter paarweise bis zu zwei Dritteln ihrer Höhe miteinander verwachsen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine, pyramidenförmige Honigdrüse. Griffel sehr kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 52 a) eine lineale, stielrunde, zweiklappig aufspringende Schote; Klappen derselben gewölbt, mit schwachem Mittelnerv; Scheidewand

derb, mit dicker Faserschicht und mit sehr zahlreichen, parallelen, queren Scheidewänden versehenen Epidermiszellen. Samen einreihig, rundlich, oben schmal berandet; Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare ästig, Drüsenhaare vorhanden. Ein- bis mehrjährige Kräuter mit ungeteilten oder fiederspaltigen Blättern. Zentralasien.

Die Gattung *Dontostemon* steht in ihren Merkmalen der Gattung *Malcolmia* sehr nahe, unterscheidet sich aber von ihr durch die ganz anders lokalisierten Myrosinschläuche. Nachdem nun dieses Merkmal sich in der Systematik der Cruciferen als ein bei zahllosen Gattungen untrügliches Zeichen der Verwandtschaft erwiesen hat, ist anzunehmen, daß demselben auch in der Gruppe der *Hesperidinae* dieser systematische Wert zukommt und es demnach gerechtfertigt ist, die Gattung *Dontostemon* auf Grund dieses Merkmales in eine andere Gruppe zu stellen als *Malcolmia*.

84. **Diptychocarpus.**

Trautvetter in Bull. nat. soc. Mosc. I. 1866. p. 108.
Alloceratium Hook. et Thoms. in Journ. Linn. soc. V. 1861. p. 129.
Orthorhiza Stapf in Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 1886. p. 82.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde nicht gesackt. Kronblätter genagelt, keilig, weiß. Staubfäden einfach, frei. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe aus zwei aufeinanderliegenden Lappen gebildet. Zu beiden Seiten jedes kurzen Staubblattes je eine Honigdrüse. Früchte (Taf. X, Fig. 1a) verschieden gestaltet: die oberen eine lineale, etwas vom Rücken zusammengedrückte und zwischen den Samen leicht eingeschnürte, zweiklappig aufspringende Schote; Klappen derselben flach, mit Mittelnerv und Adernetz; die unteren Früchte geschlossen bleibend, lineal, zugespitzt, zwischen den Samen etwas eingeschnürt. Samen etwas flach, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare ästig. Kräuter mit ungeteilten Blättern. Orient.

Diese durch ihre zweigestaltigen Früchte sehr auffallende Gattung stellt gewissermaßen ein Bindeglied zwischen den bisher behandelten Gattungen mit aufspringenden Früchten und den folgenden mit Schließfrüchten dar, und sie macht tatsächlich den Eindruck, als ob sie zwischen *Matthiola* oder *Malcolmia* einerseits und *Chorispora* andrerseits stände, wie Solms hervorhebt. Die nahe Verwandtschaft mit *Chorispora*, zu der die Gattung von Prantl gezogen wird, ist zweifellos; von *Matthiola* und *Malcolmia* hingegen ist sie durch eine andere Lokalisation der Myrosinzellen scharf geschieden.

85. **Chorispora.**

De Candolle, Regni. veg. Systema nat. II. 1821. p. 435.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde leicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb oder purpurn. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine pyramiden- oder halbmondförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel

undeutlich; unter der Narbe zwei seitliche hörnchenförmige Auswüchse. Frucht (Taf. IX, Fig. 55 a) eine gegen oben allmählich verschmälerte, zwischen den Samen eingeschnürte, nicht aufspringende, zuletzt in quere Glieder zerfallende Schote; mitunter die oberen Früchte zweiklappig aufspringend. Klappen undeutlich längsnervig; Scheidewand dick, zwischen den Samen aufgetrieben, ohne Faserschicht. Samen flach, berandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare ästig, Drüsenhaare vorhanden. Ein- bis mehrjährige Kräuter mit ungeteilten bis fiederspaltigen Blättern. Orient, Ostindien.

Ist mit voriger Gattung sehr nahe verwandt und unterscheidet sich nur durch die fehlenden zweiklappig aufspringenden Früchte. Von *Matthiola* ist sie, abgesehen von der anderen Lokalisation der Myrosinzellen, auch durch die zugespitzten, an der Spitze nicht mit Hörnchen versehenen Früchte verschieden.

86. **Sterigma.**

De Candolle, Regni veget. Systema nat. II. 1821. p. 579.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb oder purpurn. Staubfäden der längeren Staubblätter verbreitert und bis etwa zur Mitte oder noch höher hinauf paarweise miteinander verwachsen. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, viereckige Honigdrüse, die innen gegen die langen Staubblätter zu je einen großen Fortsatz entsendet. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe kurz zweilappig, mit abstehenden Lappen. Frucht (Taf. IX, Fig. 54 a) eine lineale, nicht aufspringende, zwischen den Samen etwas eingeschnürte, zuletzt in quere Glieder zerfallende Schote. Samen zweireihig, rundlich, Keimblätter flach oder etwas konkav, Keimling rückenwurzelig oder verschoben rückenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar, in den Schließzellen reichlich Eiweiß vorhanden. Haare ästig, Drüsenhaare vorhanden. Dicht filzige, einjährige Kräuter mit ungeteilten oder fiederteiligen Blättern. Zentralasien.

Steht der vorigen Gattung sehr nahe und ist von derselben hauptsächlich durch die ästigen Haare und die weniger langgeschnäbelte Frucht verschieden.

87. **Anchonium.**

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 578.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb oder purpurn, groß. Staubfäden ohne Anhängsel, die der längeren Staubblätter paarweise miteinander verwachsen. An den Seiten der kurzen Staubblätter je eine innen gegen die langen Staubblätter einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kegelig, Narbe zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 57 a) eine nicht aufspringende, verlängert kegelige, zwischen den Samen seicht eingeschnürte und durch Vorsprünge der Klappen quer gefächerte, in den kegeligen Griffel allmählich

verschmälerte Schote, nicht in quere Glieder zerfallend; Klappen derselben stark gewölbt, mit Mittelnerv; Scheidewand hin- und hergebogen, sehr dick, mit dicker Faserschicht und zahlreiche parallele Querteilungen aufweisenden Epidermiszellen. Samen einreihig, länglich, Keimblätter flach oder etwas konkav, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen anscheinend fehlend, hingegen in den Schließzellen starke Anhäufungen von Eiweiß nachweisbar. Haare ästig, lange Drüsenhaare vorhanden. Ausdauernde, dicht filzige Pflanzen mit ungeteilten Blättern. Gebirge Westasiens.

Eine stark an xerophile Lebensweise angepaßte Gattung, die aber leicht mit *Dontostemon* und *Sterigma* in Beziehung zu bringen ist.

88. **Zerdana.**

Boissier in Annales des scienc. nat. Sér. 2. XVII. 1844. p. 84.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb. Die Staubfäden der längeren Staubblätter paarweise bis zur Mitte miteinander verwachsen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine wulstige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel schlank, Narbe zweilappig, mit etwas abstehenden Lappen. Frucht (Taf. IX, Fig. 56 a) eine lineale, etwas flachgedrückte, zwischen den Samen etwas eingeschnürte, zweiklappig aufspringende Schote; Klappen derselben schwach gekrümmt, dreinervig. Scheidewand ziemlich derb, mit einer Faserschicht und dicht mit queren parallelen Scheidewänden versehenen Epidermiszellen. Samen zahlreich, einreihig, länglich, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar, hingegen in den Schließzellen reichlich Eiweiß nachweisbar. Haare ästig, Drüsenhaare zahlreich. Ausdauernde, niedere, rasige Staude mit dicht filzigen Blättern. Hochgebirge Persiens.

Zeigt einige xerophile Anpassungen, ist aber im übrigen gewiß mit *Dontostemon* und *Anchonium* nahe verwandt.

89. **Trichochiton.**

Komarow in Trav. Soc. nat. St. Petersb. XXVI. 1896. p. 113.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter lineallänglich, lila. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine nierenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend, Narbe sitzend, klein, schwach zweilappig. Frucht (Taf. XII, Fig. 25 a) nicht aufspringend, ohne Scheidewand, lineal-lanzettlich, gegen die Spitze allmählich verschmälert, mit flachen, mit Mittelnerv versehenen längsaderigen Klappen. Samen 2—4, länglich, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar. Haare ästig.

Einjähriges Kraut mit eilanzettlichen, ganzrandigen Blättern und kleinen Blüten. Buchara.

Scheint mit *Zerdana* verwandt zu sein, doch kann die systematische Stellung der Gattung mit Sicherheit erst dann festgestellt werden, wenn die Lage der Myrosinzellen bekannt sein wird.

90. **Lonchophora.**

Durieu in Revue botan. II. 1847. p. 432.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, lila. Staubfäden frei, die längeren am Grunde verbreitert. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine, dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe zweilappig mit aufrechten Lappen, unter der Narbe mit einem dreieckig-spitzen, abstehenden, bis zur Fruchtreife bleibenden Anhängsel jederseits. Frucht (Taf. IX, Fig. 38 a) eine rundliche, gegen oben allmählich verschmälerte, kaum aufspringende Schote, deren Klappen beiderseits über dem Grunde ein großes, hornförmiges Anhängsel haben. Scheidewand derb, ihre Epidermiszellen mit sehr dicht gestellten parallelen Teilungswänden. Samen flachgedrückt, flügelig berandet. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche im Mesophyll. Haare ästig, Drüsenhaare vorhanden. Einjähriges, filziges Kraut. Nordafrika.

Eine durch ihre absonderliche Fruchtform sehr auffallende Pflanze, die aber zweifellos den Gattungen *Dontostemon* und *Chorispora* nahesteht, denen sie in Bezug auf Blütenbau, Behaarung und Habitus ähnlich ist. Die Ausbildung von verschiedenartigen Anhängseln an den Früchten dieser und der folgenden Gattung dürfte wohl als Anpassungsmerkmal an die Verbreitung der Früchte durch Tiere aufzufassen sein.

91. **Pyramidium.**

Boissier, Diagn. plant. nov. orient. Ser. 2. I. 1853. p. 471.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lineal, gedreht. Staubfäden frei. Fruchtknoten kurz gestielt, Narbe zweilappig mit aufrechten Lappen, unter der Narbe kein Anhängsel. Frucht eine verlängert pyramidale, vierkantige, geschnäbelte, dicke, an der Basis jederseits mit einem hornförmigen Anhängsel versehene, nicht aufspringende Schote; innen quer gefächert, mit 2—4 einsamigen Fächern. Septum dick. Samen absteigend, Keimblätter der Länge nach gebogen, mit seitlich anliegendem Würzelchen. Haare ästig. Einjährige, dicht sternhaarige Kräuter mit fast sitzenden Blüten. Afghanistan.

Mir unbekannt, scheint nach der Beschreibung mit voriger Gattung nahe verwandt zu sein, eine Ansicht, die auch von Baillon (1) vertreten wird.

3. Subtribus: *Euclidiinae.*

(De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 420 als Tribus) Hayek hoc loco.

Frucht ein wenig- bis einsamiges hartschaliges Nüßchen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige Honigdrüse. Myrosinzellen im Mesophyll oder in den Schließzellen

reichlich Eiweiß vorhanden. Haare ästig. Epidermiszellen des Septums mit zahlreichen parallelen Teilungswänden.

Diese Gruppe umfaßt drei Gattungen mit hochgradig spezialisierten Fruchtformen und unscheinbaren, offenbar an Selbstbestäubung angepaßte Blüten. Solche stark reduzierte und spezialisierte Formen bieten bezüglich ihrer systematischen Stellung und phylogenetischen Ableitung immer große Schwierigkeiten. Die Fruchtform beider Genera ist so hochgradig abgeleitet, daß sie uns gar keinen festen Anhaltspunkt bietet, das Nüßchen von *Anastatica* erinnert vielleicht an gewisse angustisepte Schötchen. Auf Grund des Baues der Honigdrüsen müßte die Gruppe entweder den *Alysseae* oder den *Lepidieae* zugewiesen werden.

92. **Euclidium.**

Rob. Brown in Aiton, Hort. Kew. Ed. 2. IV. 1812. p. 74.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter gegen die Basis verschmälert, klein, weiß. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, kegelig. Frucht (Taf. XI, Fig. 45a) nicht aufspringend, klein, eiförmig, durch den gekrümmten Griffel bespitzt, zweifächerig, mit holziger Wand und derbem Septum, dessen Epidermiszellen zahlreiche parallele Teilungswände aufweisen. In jedem Fach ein von der Spitze herabhängender Same. Keimblätter flach, Keimling seiten- oder verschoben rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare ästig. Ästige, einjährige Kräuter mit unscheinbaren, fast sitzenden Blüten. Europa, Westasien.

93. **Anastatica.**

Linné, Species plant. Ed. I. 1753. p. 641, Gen. pl. Ed. 5.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, klein, weiß. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige, kleine Honigdrüse (Taf. XI, Fig. 44b). Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert. Frucht (Taf. XI, Fig. 44a) nicht aufspringend, ellipsoidisch bis kugelig, etwas kantig, oben mit zwei transversalen, löffelförmigen Anhängseln, holzig, mit derber Scheidewand, deren Epidermiszellen zahlreiche parallele Teilungswände aufweisen, durch Vorsprünge der Fruchtwand quer gefächert, im ganzen vierfächerig. In jedem Fach ein Same. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare ästig. Einjähriges, reichästiges Kraut mit angewachsenen Ästen und grobgezähnten Blättern. Westasien, Ägypten.

Erweist sich zwar einerseits durch die größere Samenzahl als eine ursprünglichere Form als *Euclidium*, doch ist andrerseits die Frucht viel komplizierter gebaut.

94. **Octoceras.**

Bunge in Arb. nat. Ges. Riga. I. 1842. p. 172.

Kelchblätter abstehend, im Grunde nicht gesackt. Kronblätter sehr klein, weiß. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Narbe fast sitzend. Frucht (Taf. IX, Fig. 58 a) mit Scheidewand, nicht aufspringend, unregelmäßig vierkantig, kurz zugespitzt, jede Klappe mit starkem Mittelnerv und seitlich davon mit einer zweispitzen Flügelkante. Samen in jedem Fach einzeln von der Spitze herabhängend. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Haare ästig. Myrosinzellen nicht nachweisbar, hingegen in den Schließzellen reichlich Eiweiß nachweisbar. Haare ästig. Ästige Krater mit fiederspaltigen Blättern und fast sitzenden Blüten. Zentralasien.

Octoceras weist so kompliziert gebaute, hochgradig angepaßte Fruchtformen auf, daß auf Grund dieser ihre systematische Stellung kaum feststellbar sein dürfte. Doch schließt sie sich habituell ganz gut an *Euclidium* an und dürfte wohl mit dieser Gattung zunächst verwandt sein.

4. Subtribus: *Lunariinae.*

Hayek, Flora von Steiermark. I. 1909. p. 504.

Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstige oder pyramidenförmige Honigdrüse, die oft zu einem Ring verschmolzen sind; mediane Drüsen fehlen. Frucht ein vom Rücken stark flachgedrücktes großes Schötchen oder eine ebensolche Schote; ihre Klappen netzaderig, mit oder ohne Mittelnerv. Epidermiszellen der Scheidewand mit zahlreichen parallelen Teilungswänden, die in allen Zellen gleich gerichtet sind. Myrosinzellen chlorophyllführend, im Mesophyll. Keimblätter flach, Keimling meist seitenwurzelig. Haare meist einfach.

Diese Subtribus umfaßt eine Reihe von Gattungen, die durch ihre großen, flachgedrückten Früchte auffallen und gewiß untereinander nahestehen. Den Höhepunkt in dieser Ausbildung der Frucht erreicht *Lunaria*. Von voriger Subtribus sind die *Lunariinae* durch die Fruchtbildung, von den *Hesperidinae* überdies durch die Verteilung der Eiweißschläuche verschieden. Schwieriger ist die Abgrenzung dieser Subtribus von der folgenden, soweit es sich um ein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal handelt, doch scheint mir die Vereinigung beider unnatürlich.

Prantl (2) bringt die Mehrzahl der hierher gehörigen Gattungen, nämlich *Ricotia, Lunaria, Selenia* und *Citharolema,* in Verbindung mit *Cardamine*. Gegen diese Verwandtschaft spricht aber die abweichende Gestalt der Honigdrüsen, die andere Verteilung der Myrosinschläuche und das andersgebaute Fruchtseptum. Die von mir angenommene Entwicklungsreihe *Christoleia-Ricotia-Selenia-Lunaria* scheint mir den natürlichen Verhältnissen besser zu entsprechen als die von Prantl angenommene *Cardamine-Ricotia-Lunaria-Selenia.*

95. Christolea.

Cambessedes in Jaquem. Voy. Bot. T. 17. 1837. p. 17.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb, am Grunde purpurn. Staubfäden einfach, frei. Um die Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, innen ausgebuchtete, seitlich gegen die langen Staubblattpaare einen langen Fortsatz entsendende Honigdrüse (Taf. X, Fig. 2 b). Fruchtknoten sitzend. Griffel sehr kurz, Narbe fast kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 2 a) eine längliche, gegen die Spitze allmählich verschmälerte, vom Rücken her flachgedrückte Schote, Klappen derselben flach, mit schwachem Mittelnerv, netzaderig, Scheidewand mit dünner Faserschicht und von zahlreichen parallelen Querwänden durchzogenen Epidermiszellen (Taf. X, Fig. 2 c). Samen undeutlich zweireihig, flachgedrückt, unberandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Blattmesophyll, überdies die Schließzellen reichlich Eiweiß enthaltend. Haare einfach. Ausdauernde Hochgebirgspflanze mit fleischigen, vorn gezähnten Blättern. Westliches Tibet.

96. Farsetia.

Turra, *Farsetia* nov. gen. T. 1. 1765. p. 5 emend.
Prantl in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. III. 1891. 2. 200.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter schmal, purpurn. Staubfäden einfach, frei. An der Außenseite der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, innen offene Honigdrüse (Taf. X, Fig. 3 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, Narbe zweispitzig, Frucht (Taf. X, Fig. 3 a) eine zweiklappig aufspringende, flache, lineale bis elliptische Schote; Klappen derselben flach, mit schwachem Mittelnerv. Scheidewand mit Faserschicht und mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen ein- oder zweireihig, flach, häutig geflügelt; Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Haare zweispitzig, Drüsenhaare fehlen. Myrosinzellen sehr zahlreich im Mesophyll. Ästige Kräuter oder Halbsträucher mit rutenförmigen Zweigen und schmalen ungeteilten Blättern. Östliches Mittelmeergebiet.

Die richtige Einweisung dieser Gattung macht Schwierigkeiten, da die beiden hierher gehörigen Arten, *Farsetia longisiliqua* und *F. aegyptiaca*, trotz der sonstigen großen Übereinstimmung in der Fruchtform stark voneinander abweichen. Erstere hat lineale, flachgedrückte Schoten ähnlich wie *Parrya*, letztere große Schötchen, die an die von *Citharolema* und *Selenia* erinnern. Eben wegen dieser verschiedenen Fruchtbildung glaube ich aber, daß die Gattung *Farsetia* in der Gruppe der *Lunariinae*, in der beide Fruchtformen vorkommen, ihren natürlichsten Platz findet, obwohl sie von den übrigen Gattungen dieser Subtribus durch die zweispitzen Haare abweicht. Ihre Einreihung bei den *Brayinae* oder *Alyssinae* scheint mir aber noch unnatürlicher.

97. Citharolema.

Bunge in Linnaea. XVIII. 1844. p. 149.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß oder purpurn. Staubfäden frei, einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, innen paarweise einander genäherte Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe zweilappig, mit langen, aufrechten Lappen. Frucht (Taf. X, Fig. 4a) eine zweiklappig aufspringende, längliche oder ovale, oft beiderseits eingebuchtete, vom Rücken her flachgedrückte Schote; Klappen derselben flach, mit deutlichem Mittelnerv. Scheidewand dünn, mit Faserschicht und mit zahlreichen parallelen queren Scheidewänden versehenen Epidermiszellen. Samen zahlreich, ein- bis zweireihig, scheibenförmig, breit geflügelt. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Blattmesophyll. Haare ästig. Ästige einjährige Kräuter mit sternhaarigen gezähnten oder buchtigen Blättern. Turkestan.

98. Ricotia.

Linné. Species plant. Ed. 2. 1763. p. 912. Gen. plant. Ed. 6. 1764. p. 337.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, violett. Staubfäden frei, einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine große wulstige Honigdrüse, die mitunter paarweise in einen Ring verschmelzen. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 5a) eine lineale bis breit elliptische, vom Rücken flachgedrückte große Schote: Klappen derselben flach, netzaderig. Scheidewand mit dünner Faserschicht und mit zahlreiche parallele Querwände aufweisenden Epidermiszellen. Samen einer oder einige, ein- oder zweireihig, flach scheibenförmig, ringsum geflügelt, mit freiem Funiculus. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche unbekannt. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit fiederteiligen Blättern und hängenden Früchten. Östliches Mittelmeergebiet.

99. Selenia.

Nutall in Journ. Acad. Philad. V. Tab. 6. 1825. p. 132.

Kelchblätter gleich, abstehend. Kronblätter aufrecht, zuletzt stark verlängert, gelb. Staubfäden frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine hufeisenförmige, außen offene Honigdrüse, mediane Drüsen fehlen, hingegen findet sich jederseits an der Basis der Petalen je ein drüsenartiges Anhängsel des Blütenbodens. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe kopfig, schwach zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 6a) ein großes, ovales oder elliptisches, flachgedrücktes Schötchen; Klappen desselben netzaderig, ohne Mittelnerv. Scheidewand zart, ohne Faserschicht, oft durchbrochen, ihre Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. Samen in jedem Fach 4—6, flachgedrückt und häutig

geflügelt oder breit berandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach. Kleine einjährige Kräuter mit fiederspaltigen Blättern und deckblätterigen Trauben. Nordamerika.

100. **Lunaria.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 653, Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 197.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, groß, violett. Staubfäden frei, einfach oder gezähnt. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine große, ringförmige, außen zweilappige, innen dreilappige Honigdrüse (Taf. X, Fig. 7b), die mitunter in einen äußeren und einen inneren Anteil geteilt ist. Fruchtknoten gestielt, Griffel verlängert, Narbe zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 7a) ein sehr großes, elliptisches bis fast kreisrundes, vom Rücken her flachgedrücktes, auf einem bis 15 mm langen Stielchen sitzendes Schötchen; Klappen derselben flach, netzaderig. Scheidewand mit Faserschicht, seidig glänzend, ihre Epidermiszellen mit zahlreichen queren parallelen Teilungswänden. Samen mehrere, zweireihig, rundlich scheibenförmig, häutig geflügelt. Keimblätter flach oder über der Basis quer geknickt, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche chlorophyllführend, im Mesophyll der Blätter. Meist ausdauernde Arten mit großen ungeteilten Blättern. Mittel- und Südosteuropa.

Die Gattung ist durch ihr langes Gynophor auffallend, aber im übrigen stimmt sie mit den vorherigen Gattungen im wesentlichen überein.

101. **Schlechteria.**

Bolus in Englers Bot. Jahrb. XXIV. 1897. p. 155.

Kelchblätter blumenblattartig. Kronblätter groß, verkehrt eiförmig. Staubfäden einfach, frei. Antheren pfeilförmig. Fruchtknoten sitzend, zweifächerig, mit ein bis zwei Samenknospen in jedem Fach. Griffel sehr kurz. Honigdrüsen unbekannt. Frucht (Taf. X, Fig. 21a) ein nicht aufspringendes, einsamiges, flaches, elliptisches Schötchen ohne Scheidewand. Epidermiszellen der inneren Fruchtwand mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. Same flach, fast kreisförmig, an flachem Funiculus hängend. Keimblätter lineal, flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen unbekannt. Haare fehlend. Kahler Strauch mit ganzrandigen, sitzenden Blättern.

Gehört nach der Fruchtform und der Form der Epidermiszellen des Endokarps wohl zweifellos zu den *Lunariinae*. Nach Angabe des Autors der Gattung sollen bei *Schlechteria* die Honigdrüsen fehlen, doch sind bei den mir vorliegenden Fruchtexemplaren die Reste derselben deutlich sichtbar, wenn auch ihre Form nicht mehr erkennbar ist. Es wäre auch merkwürdig, wenn eine Pflanze mit so lebhaften Blüten keine Honigdrüsen hätte.

5. Subtribus: *Alyssinae.*

(Prantl in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenerf. III. 2. 1890.
p. 155 als Subtribus der *Hesperidinae*)
Hayek, Flora von Steiermark. I. p. 506.

Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige oder kurz pyramidenförmige Honigdrüse, die oft an der Außenseite sich berühren oder verschmelzen. Frucht ein elliptisches bis kreisrundes, vom Rücken her zusammengedrücktes, meist aufspringendes, selten geschlossen bleibendes Schötchen. Epidermiszellen der Scheidewand mit zahlreichen parallelen queren Teilungswänden, die aber in den einzelnen Zellen verschiedene Richtung haben. Keimblätter flach, Keimling meist seitenwurzelig. Myrosinzellen chlorophyllführend, im Mesophyll der Laubblätter. Haare meist ästig.

Diese Subtribus umfaßt vor allem die zu *Alyssum* sich gruppierenden Gattungen, also die *Alyssinae* im Sinne Prantls (2). Daß diese mit den *Hesperidinae*, besonders aber mit den *Lunariinae* nahe verwandt sind, dafür spricht sowohl der Bau der Honigdrüsen als der übereinstimmende Bau der Fruchtwand, und endlich die latisepte Frucht. In Bezug auf die Verteilung der Eiweißschläuche stimmen sie mit den *Lunariinae* überein. Es dürfte sich von den mit an die Gefäßbündel gebundenen Eiweißschläuchen versehenen *Hesperidinae* bez. von eventuellen Vorfahren derselben, die sowohl Gefäßbündel- als Mesophyll-Idioblasten besaßen, eine Parallelreihe mit bloßen Mesophyll-Idioblasten abgegliedert haben, die sich dann in die zwei Reihen der *Lunariinae* und *Alyssinae* gespalten hat; letztere zwei Gruppen stehen einander sehr nahe und sind eigentlich durch kein wesentliches Merkmal zu trennen; doch widerspricht ihre Vereinigung dem systematischen Gefühl.

An die mit *Alyssum* zunächst verwandten Gattungen schließen sich dann *Schiewereckia, Draba* und einige nahestehende Genera an, die einen abweichenden anatomischen Bau des Fruchtseptums aufweisen. Doch glaube ich, daß diese Gattungen trotz dieser Verschiedenheit unbedingt hierher zu stellen sind. Gegen eine Ableitung des Genus *Draba* von *Arabis*, an die man allenfalls denken könnte, spricht die ganz abweichende Form der Honigdrüsen, überdies ist *Draba* von *Schiewereckia* nur sehr wenig verschieden und letzteres Genus zeigt wieder soviele Merkmale, die auf eine nahe Verwandtschaft mit *Alyssum* hinweisen, daß es von zahlreichen Autoren mit dieser Gattung vereinigt wurde und noch wird.

102. **Fibigia.**

Medicus, Pflanzengattungen. I. 1792. p. 90.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde oft gesackt. Kronblätter weiß, ungeteilt. Staubfäden frei, zahnlos oder die kürzeren mit einem Zahn. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 8 a) ein aufspringendes,

elliptisches bis kreisrundes, vom Rücken her flachgedrücktes Schötchen; Klappen derselben flach, meist nervenlos, Scheidewand zart, ohne Faserschicht, mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen flach, oft häutig geflügelt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche im Mesophyll. Haare ästig. Ausdauernde Stauden oder Halbsträucher mit ungeteilten Blättern. Östliches Mittelmeergebiet.

Diese Gattung stellt direkt ein Bindeglied zwischen den *Lunariinae,* speziell *Farsetia* und den *Alyssinae* dar.

103. Berteroa.

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1829. p. 290.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter weiß, tief zweispaltig. Die längeren Staubfäden einfach, die kürzeren am Grunde gezähnt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend. Griffel verlängert, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 9a) ein elliptisches oder rundliches, zweiklappig aufspringendes Schötchen mit flachen oder gewölbten häutigen Klappen. Fruchtfächer mehrsamig. Scheidewand zart, ohne Fasern, ihre Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. Samen flach, gerandet, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Eiweißschläuche sehr spärlich im Mesophyll. Haare ästig. Ein- bis mehrjährige Kräuter mit ästigem Stengel. Mittel- und Südeuropa, Nordafrika, Westasien.

Ist von voriger Gattung eigentlich nur durch die zweispaltigen Petalen verschieden und gewiß mit ihr zunächst verwandt.

102. Lepidoptrichum.

Velenovsky et Bornmüller in Oest. bot. Zeitschr. XXXIX. 1889. p. 324.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter zweispaltig, weiß. Staubfäden am Grunde verbreitert und kurz gezähnt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe gestutzt, kurz zweilappig. Frucht ein kugeliges, zweiklappig aufspringendes, vom Rücken schwach zusammengedrücktes Schötchen; Klappen desselben gewölbt, hart. Fruchtfächer einsamig. Scheidewand mit Fasernetz und mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare ästig. Ausdauerndes, ästiges Kraut mit ungeteilten Blättern. Bulgarien.

Ist mit *Berteroa* sehr nahe verwandt und von derselben durch die Reduktion der Samen bis auf einen in jedem Fache verschieden.

103. Alyssum.

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 650,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 722.

Kelchblätter abstehend oder aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter gelb, ungeteilt, in den Nagel allmählich verschmälert. Staub-

blätter sechs, frei, Staubfäden geflügelt und vorn oft mit einem Zahn gesehen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbkugelige, dreieckige, oder (selten) fädlich verlängerte Honigdrüse (Taf. X, Fig. 11 b), mediane Drüsen fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, bleibend. Narbe kopfig, ausgerandet. Frucht (Taf. X, Fig. 11 a) ein zweiklappig aufspringendes, vom Rücken her zusammengedrücktes, ovales bis kreisrundes Schötchen; Klappen desselben mehr oder minder gewölbt, schwach netzaderig. Scheidewand dünn, ihre Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen Teilungswänden (Taf. X, Fig. 11 c). In jedem Fruchtfach 1—8 Samen. Samen flach, mitunter geflügelt. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Eiweißschläuche sehr spärlich im Mesophyll. Haare sternförmig, mitunter mit einfachen gemischt. Ein- bis mehrjährige Kräuter oder Halbsträucher mit ungeteilten Blättern. Mediterrangebiet, Westasien, Europa.

Eine der größten Cruciferengattungen mit über 100 Arten, die einer monographischen Bearbeitung dringend bedarf. Man unterscheidet gegenwärtig meist folgende fünf anscheinend gut begründete Sektionen:

1. *Eualyssum* Griseb. Spicil. fl. rumel. I. 1843. p. 274. Staubfäden meist gezähnt. Honigdrüsen halbkugelig oder pyramidal. Früchte gewölbt mit zweisamigen Fächern. Ein- oder mehrjährige Kräuter oder Halbsträucher.

2. *Odontarrhena* C. A. Mey in Ledeb. Fl. Abt. III. 1831. p. 58 als Gattung, Koch, Syn. 59. 1837 als Sektion. Staubfäden gezähnt. Frucht flach bis gewölbt, mit einsamigen Fächern. Honigdrüsen halbkugelig oder pyramidal. Ausdauernde Arten.

3. *Aurinia* (Desveaux, Journ. bot. III. 1813. p. 162 als Gattung, Koch, Syn. Ed. 1. 1837. p. 58). Frucht flach gewölbt oder flach, mit 2—6 samigen Fächern. Honigdrüsen halbkugelig oder pyramidal. Ausdauernde Arten.

4. *Meniocus* (Desvaux, Journ. bot. III. 1813. p. 173 als Gattung), Prantl u. Engl. in Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. p. 195. Staubfäden einfach oder gezähnt. Frucht flach, mit 4—8-samigen Fächern. Honigdrüsen pyramidal. Einjährige Arten.

5. *Psilonema* (C. A. Meyer in Led. Fl. Abt. III. 1831. p. 50 als Gattung), Prantl in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. p. 195. Staubfäden zahnlos. Frucht gewölbt mit zweisamigen Fächern. Honigdrüsen fädlich verlängert. Einjährige Arten.

104. **Degenia.**

Hayek in Oesterr. botan. Zeitschrift. LX. 1910. p. 93.

Kelch geschlossen, röhrenförmig, Kelchblätter am Grunde etwas gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb. Staubfäden einfach, am Grunde etwas verbreitert, ungezähnt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel lang, bei der Reife abfällig, Narbe gestutzt, seicht zwei-

lappig. Frucht (Taf. X, Fig. 15a) ein zweiklappig aufspringendes, vom Rücken schwach zusammengedrücktes, ellipsoidisches Schötchen mit derben, gewölbten Klappen, am Grunde rasch verschmälert, aber nicht stielförmig. Klappen schwach netzaderig, derb, innen behaart. Septum mit randläufigem Fasernetz und mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen (Taf. X, Fig. 15b). Fruchtfächer zweisamig. Samen flach, geflügelt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare sternförmig. Ausdauernde, rasige, dicht sternfilzige Hochgebirgspflanze. Gebirge der Balkanhalbinsel.

Näheres über diese Gattung vergl. bei Hayek a. a. O. und bei Degen in Magyar bot. Lapok. VIII. p. 3.

105. **Ptilotrichum.**

C. A. Meyer in Ledebour, Flora altaica. III. 1831. p. 58.

Kelchblätter nicht gesackt, aufrecht. Kronblätter genagelt, weiß oder rosenrot. Staubfäden einfach, nicht gezähnt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine große dreieckige, nach außen spitz vorgezogene Honigdrüse (Taf. X, Fig. 14b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe gestutzt, seicht zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 14a) ein rundliches oder breit ovales zweiklappig aufspringendes, vom Rücken her zusammengedrücktes Schötchen mit flachen oder gewölbten Klappen; Scheidewand zart, ohne Fasern oder mit schwachem, randläufigem Fasernetz, ihre Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. In jedem Fruchtfach zwei Samen. Samen flach, mitunter gerandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare sternförmig oder zweispitzig. Halbsträucher mit in deckblattlosen Trauben stehenden Blüten und ungeteilten Blättern. Mediterrangebiet.

Auch bei dieser Gattung ist die nahe Verwandtschaft mit *Alyssum* zweifellos.

106. **Vesicaria.**

Adans., Fam. d. pl. 1763. p. 420.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb. Staubfäden am Grunde etwas verbreitert, zahnlos. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine niedrige, dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, abfällig. Narbe gestutzt, seicht zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 16a) ein eiförmiges, vom Rücken schwach zusammengedrücktes Schötchen mit pergamentartigen, stark gewölbten, netzaderigen Klappen, an der Basis plötzlich in ein kurzes Stielchen verschmälert. Scheidewand mit schwachem, randläufigem Fasernetz und zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Fruchtfächer vielsamig, Samen flach, häutig geflügelt, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinschläuche spärlich im Mesophyll. Haare spärlich, ästig. Hochwüchsige Stauden mit ganzrandigen, fast kahlen Blättern. Südliches Europa.

107. **Bornmüllera.**

Haußknecht in Mitt. Thür. bot. Ver. N. F. XI. 1897. p. 70.

Kelchblätter aufrecht abstehend, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, mit verkehrt-eiförmiger, ungeteilter Platte, weiß. Die Staubfäden frei, am Grunde mit einem kurzen, aufrechten, zahnförmigen Anhängsel. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine niedrige, dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, mit seicht ausgerandeter Narbe. Schötchen (Taf. XII, Fig. 23 a) fast kugelig, mit dünnwandigen, halbkugelig gewölbten, schwach netzaderigen Klappen. Septum zart, seine Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen, aber in den einzelnen Zellen verschieden gerichteten Teilungswänden. In jedem Fruchtfach zwei von der Spitze herabhängende Samen. Samen flach, mit verdicktem Rand. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar. Haare ästig. Halbstrauch mit lanzettlich-spateligen, von angedrückten Zweizackhaaren silberig glänzenden Blättern, locker abstehend behaarten Stengeln und ästigen Blütentrauben. Thessalien.

Ist mit *Vesicaria* nah verwandt, aber durch die weißen Blüten, die am Grunde mit einem Anhängsel versehenen Staubblätter, das zarte Septum, die nur zweisamigen Fruchtfächer, die am Rande verdickten Samen und die dichte Behaarung gut verschieden.

108. **Straussiella.**

Haußknecht in Mitt. Thür. bot. Ver. N. F. XI. 1897. p. 69.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde schwach gesackt. Kronblätter genagelt, weiß, mit rötlichem Nagel oder gelb. Staubfäden frei, die beiden kürzeren mit einem spitzen Zahn unter der Mitte, die längeren einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, bleibend, mit zweilappiger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 21 a) ein eiförmiges, aufgeblasenes Schötchen. Klappen dünn, sternhaarig. Scheidewand zart, ihre Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen, aber in den einzelnen Zellen verschieden gerichteten Teilungswänden. Im oberen Teile jedes Fruchtfaches zwei flache, am Rande verdickte Samen. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare sternförmig. Persien.

Steht sowohl *Vesicaria* als der vorigen Gattung nahe.

109. **Physoptychis.**

Boissier, Flora orient. I. 1867. p. 160.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, gelb. Die kürzeren Staubblätter gezähnt, die längeren einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, außen gegen die langen Staubblätter einen kurzen Fortsatz ent-

sendende Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel lang mit kopfiger Narbe. Frucht (Taf. XI, Fig. 47a) kugelig, aufgeblasen, mit dünnhäutigen, netzaderigen Klappen. Epidermiszellen des Septums mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. Samen in jedem Fach zahlreich, Keimblätter flach mit seitlich anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen am Herbarmaterial absolut nicht nachweisbar. Dicht sternfilzige, rasige Hochgebirgspflanzen. Hochgebirge Persiens.

Ich habe lange gezweifelt, ob *Physoptychis* nach dem Vorgang Boissiers und Prantls (Baillon vereinigt sie sogar mit *Vesicaria)* wirklich zu den *Alyssinae* gehört. Die Frucht von *Physoptychis* hat nämlich eine so auffallende Ähnlichkeit mit den Früchten der zu den *Lepidieae* gehörigen Gattungen *Coluteocarpus* und *Didymophysa,* daß man sehr versucht ist, *Physoptychis* in deren nächste Nähe zu stellen. Nachdem Honigdrüsen und Verteilung der Myrosinzellen (die übrigens bei *Physoptychis* nicht nachgewiesen sind), in beiden Gruppen ähnlich sind und die Fruchtform in diesem Falle im Stich läßt, spielen die Epidermiszellen des Septums hier die entscheidende Rolle. Diese sind bei *Physoptychis* ganz nach dem Typus der übrigen *Alyssinae* gebaut, während *Coluteocarpus* und *Didymophysa* unregelmäßig polygonale Epidermiszellen haben, so daß die Zugehörigkeit von *Physoptychis* zu den *Alyssinae* wohl zweifellos ist. Die folgende Gattung scheint überdies mit *Physoptychis* nahe verwandt zu sein.

110. **Clastopus.**

Bunge in Boissier Flora orientalis. I. 1867. p. 161.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde nicht gesackt, bleibend, bei der Fruchtreife vergrößert und die Frucht einschließend. Kronblätter groß, lang genagelt, gelb. Staubfäden verbreitert und am Grunde gezähnt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe zweilappig mit aufrechten Lappen. Frucht (Taf. X, Fig. 18a) ein eilängliches, vom Rücken her schwach zusammengedrücktes, zweiklappig aufspringendes Schötchen mit gewölbten knorpeligen Klappen. Fruchtfächer zweisamig. Scheidewand mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen flach, ungeflügelt. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare ästig. Dicht sternhaarige, ausdauernde Gewächse mit ungeteilten Blüten. Persien.

Weicht von den vorigen Gattungen vor allem durch die persistierenden Kelchblätter ab.

111. **Gamosepalum.**

Haußknecht in Mitt. Thür. bot. Ver. N. F. XI. 1897. p. 73.

Kelchblätter bleibend, bis fast zur Mitte miteinander verwachsen, die seitlichen am Grunde gesackt. Der Kelch bei der

Fruchtreife etwas aufgeblasen, aber kaum vergrößert. Kronblätter genagelt, verkehrt-eiförmig, weiß. Die kürzeren Staubblätter über der Basis mit einem kleinen Anhängsel, die längeren bis zur Mitte miteinander paarweise verwachsen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, abfallend. Schötchen (Taf. XII, Fig. 22 a) fast kreisförmig, vom Rücken zusammengedrückt, durch die Samen beiderseits in der Mitte etwas aufgetrieben, zweifächerig. Septum zart, seine Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen, aber in den einzelnen Zellen verschieden gerichteten Teilungswänden. In jedem Fruchtfach ein von der Spitze herabhängender flacher Same mit verdicktem Rande. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Haare ästig. Ausdauernde, rasige, kleine Kräuter mit sternförmiger Behaarung. Pontus und Armenien.

Zeigt gleich voriger Gattung in Bezug auf Gestalt der Frucht große Ähnlichkeit mit *Alyssum* und dürfte auch ebenso wie *Clastopus* direkt von dieser Gattung abzuleiten sein.

112. **Koniga.**

Adanson, Fam. d. plantes. II. 1763. p. 23.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, weiß. Staubfäden einfach, nicht gezähnt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine kurzfädliche Honigdrüse, ferner außen an der Innenseite jedes langen Staubblattes je eine fädliche Drüse (Taf. X, Fig. 13 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe gestutzt, seicht zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 13 a) ein vom Rücken flachgedrücktes, zweiklappig aufspringendes Schötchen mit einsamigen Fächern. Scheidewand mit Fasernetz und mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Haare zweispitzig. Ausdauernde oder halbstrauchige Arten mit ganzrandigen Blättern. Mediterrangebiet bis zu den Kanarischen Inseln.

Diese Gattung zeigt, während sie in allen übrigen Merkmalen mit den *Alyssinae* vollkommen übereinstimmt, bezüglich der Honigdrüsen ein abweichendes Verhalten. Während nämlich bei allen *Alyssinae*, wie überhaupt in der ganzen Gruppe der *Alysseae* mediane Honigdrüsen fehlen und nur zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine, mitunter paarweise verschmelzende Drüse vorhanden ist, finden sich bei *Koniga* außerdem noch zwei Paare medianer Drüsen, je eine innen an der Basis der langen Staubblätter. Auf Grund dieses Merkmales könnte man versucht sein, die Gattung aus der Subtribus der *Alyssinae* auszuscheiden, wenn nicht alle anderen Merkmale ganz entschieden für die Zugehörigkeit der Gattung *Koniga* zu dieser Subtribus sprechen würden. Aber auch die Abweichung im Bau der Honigdrüsen läßt sich unschwer erklären. Während nämlich die medianen Drüsen sonst immer unpaarig auftreten und höchst selten, wie manchmal bei *Biscutella*, gespalten erscheinen, sind sie bei *Koniga* auffallenderweise paarig vorhanden und stehen überdies nicht wie sonst an der Außen-,

sondern an der Innenseite der langen Staubblätter. Es dünkt mich daher viel wahrscheinlicher, daß diese medianen Drüsenpaare gar nicht ursprünglich median angelegt sind, sondern daß sie als Abspaltungsprodukte der lateralen Drüsen anzusehen sind.[1]) Mit dieser Ansicht würde auch ihre mit den lateralen Drüsen kongruente Gestalt stimmen und wäre dadurch das plötzliche Auftreten dieser medianen Drüsen bei einer Gattung, die mit einer Gruppe die stets nur laterale Drüsen aufweist, aufs engste verwandt ist, jedenfalls naturgemäßer zu erklären als auf anderem Wege.

Übrigens hat *Koniga* mit den unmittelbar vorhergehenden Gattungen nichts zu tun, sondern ist mit *Alyssum* zunächst verwandt.

113. **Clypeola.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 653,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 293.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, weißlich oder gelb. Staubblätter frei, die Staubfäden verbreitert und am Grunde gezähnt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend, Narbe sitzend, kopfig, seicht zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 12a) einsamig, nicht aufspringend, kreisrund, vom Rücken flachgedrückt, oft behaart. Scheidewand fehlend. Samen flach, ungeflügelt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll, spärlich. Haare ästig. Einjährige Kräuter mit ungeteilten Blättern und hängenden Früchten.

Ist von den vorigen Gattungen, speziell von *Alyssum* und *Ptilotrichum*, hauptsächlich durch die einsamigen Schließfrüchte verschieden und gewiß von ihnen abzuleiten.

114. **Athysanus.**

Greene in Bull. Calif. Acad. I. 1885. p. 72.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter klein oder fehlend. Staubfäden einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine Honigdrüse, mediane Drüsen fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz. Frucht (Taf. X, Fig. 20a) ein nicht aufspringendes, kreisrundes, vom Rücken flachgedrücktes, einsamiges, unberandetes Schötchen ohne Scheidewand. Samen flach, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare verzweigt. Einjähriges Kraut mit ausgebreiteten Stengeln und gezähnten Blättern. Kalifornien.

115. **Thysanocarpus.**

Hooker, Flora bor. americ. I. T. 18 A. 1829. p. 69.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter klein, weiß oder rosenrot. Staubfäden einfach. Zu beiden Seiten an kurzen Staubblättern je eine kleine, dreieckige Honigdrüse, mediane

[1]) Vergl. auch die von meiner abweichende Erklärung dieser Erscheinung bei Günthard (2). p. 130 ff.

Drüsen fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz. Frucht (Taf. X, Fig. 19 a) ein vom Rücken flachgedrücktes, nicht aufspringendes, einsamiges, scheidewandloses Schötchen mit geflügeltem und tiefgekerbtem Rand, dessen Vorsprünge nach außen verbreitert und untereinander verwachsen sind. Samen flach, Keimblätter flach, Keimling seiten- bis verschoben rückenwurzelig. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit ungeteilten oder fiederteiligen, oft stengelumfassenden Blättern. Kalifornien.

Diese und vorige Gattung sind wohl am natürlichsten an *Clypeola* anzuschließen. Warum Prantl sie von den *Alyssinae* trennt und zu den *Capsellinae* stellt, ist mir unverständlich.

116. **Buchingera.**

Boissier et Hohenacker in Boissier, Diagnos. plant. nov. or. II. 8. 1849. p. 29.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter spatelig, ungeteilt, weiß. Staubblätter einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine Honigdrüse, mediane Staubblätter fehlen. Fruchtknoten sitzend, Griffel bleibend, Narbe gestutzt, kurz zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 17 a) ein vom Rücken flachgedrücktes, kreisrundes Schötchen; Klappen desselben flach, netzaderig, mit widerhackigen Sternhaaren dicht besetzt. Scheidewand zart, mit zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Fruchtfächer einsamig, der eine Same meist fehlschlagend und dadurch die Frucht einsamig. Samen flach, häutig geflügelt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare ästig. Einjähriges Kraut mit in den Blattachseln stehenden Blüten und herabgeschlagenen Fruchtstielen. Persien.

Buchingera weist infolge der einzeln in den Blattachsen stehenden Blüten einen ganz eigenartigen Habitus auf, gehört aber nach der Gesamtheit ihrer Merkmale unzweifelhaft zu den *Alyssinae*, unter denen sie trotz der anscheinend sehr einfach gebauten Infloreszenz schwerlich einen sehr ursprünglichen Platz einnimmt. Denn einerseits weisen Gruppen, die zweifellos phylogenetisch viel älter sind als die *Alyssinae*, z. B. die *Thelypodieae*, bereits die für die *Cruciferae* charakteristischen, deckblattlosen Trauben auf, andererseits treten in den verschiedensten Gruppen der Cruciferen oft ganz unvermittelt Formen von Brakteen auf, ohne daß sonstige Merkmale darauf hinweisen, daß diese Formen gerade sehr ursprüngliche seien, so daß dem Vorhandensein oder Fehlen von Brakteen bei den Cruciferen kaum ein besonderer systematischer Wert zukommen dürfte.

Der morphologische Aufbau von *Buchingera* ist überhaupt keineswegs so einfach als es den Anschein hat (vgl. R. Wagner [1]), und es ist daher gar nicht unwahrscheinlich, daß die anscheinend so einfache Infloreszenz in Wirklichkeit sehr kompliziert gebaut ist.

6. Subtribus: *Drabinae.*

Hayek, hoc loco.

Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige oder kurz pyramidenförmige Honigdrüse. Frucht ein elliptisches bis lanzettliches, vom Rücken her zusammengedrücktes Schötchen. Epidermiszellen der Scheidewand ohne parallele Teilungswände. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig, Myrosinzellen chlorophyllführend, im Mesophyll der Laubblätter. Haare ästig, mitunter mit einfachen gemischt.

Die in dieser Subtribus zusammengefaßten Genera *Schiewereckia, Draba* und *Petrocallis* stimmen in allen wesentlichen Merkmalen mit den *Alyssinae* überein. Während jedoch bei allen mit *Alyssum* näher verwandten Gattungen die Epidermiszellen der Scheidewand zahlreiche parallele Teilungswände aufweisen, ist dies bei diesen drei Gattungen nicht der Fall, ein Beweis, daß ihre Verwandtschaft mit den eigentlichen *Alyssinae* eine minder innige ist, so daß ihre Zusammenfassung in eine eigene Subtribus wohl gerechtfertigt ist.

117. **Schiewereckia.**

Andrzejovsky in De Candolle, Regni veg. systema nat. II. 1821. p. 300.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter breit, genagelt, weiß. Staubblätter sechs, die zwei kürzeren einfach, die vier längeren mit verbreiterten und mit einem Zahn versehenen Staubfäden. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine dreieckige Honigdrüse (Taf. X, Fig. 22 b), mediane Drüsen fehlen. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, bleibend, Narbe gestutzt, kurz zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 22 a) ein vom Rücken zusammengedrücktes, ellipsoidisches, zweiklappig aufspringendes Schötchen; Klappen desselben flach, nervenlos. Fruchtfächer 8—10samig. Samen zweireihig. Scheidewand mit Mittelnerv und mit unregelmäßig polygonalen Epidermiszellen ohne parallele Scheidewände (Taf. X, Fig. 22 c). Samen schwach zusammengedrückt, ungeflügelt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare sternförmig. Ausdauernde, von dichter Bekleidung mit Sternhaaren graue Pflanze mit ungeteilten Blättern. Osteuropa.

Schiewereckia steht in vielen Merkmalen der Gattung *Alyssum* sehr nahe und wurde von einigen Autoren, so von Baillon (1), auch mit dieser Gattung vereint. Sie unterscheidet sich aber von derselben durch ein nicht unwesentliches Merkmal, nämlich durch die Gestalt der Epidermiszellen. Bei *Alyssum* nämlich und allen verwandten Gattungen weisen diese Zellen, worauf besonders Prantl (2) großes Gewicht legt, zahlreiche untereinander parallele Teilungswände auf, was bei *Schiewereckia* nicht der Fall ist. *Schiewereckia* stimmt diesbezüglich mit *Draba* überein. Wenn nun dieses Merkmal auch es vielleicht nicht rechtfertigt, *Schiewereckia* in eine

andere Tribus zu stellen wie *Alyssum*, wie es Prantl tut, ist es doch zweifellos, daß eine Vereinigung beider Gattungen unstatthaft ist.

118. **Draba.**

Linné, Species plantarum. Ed. 1. 1753. p. 642,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 271.

Kelchblätter aufrecht. Kronblätter gelb oder weiß, mitunter zweispaltig. Staubfäden einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige bis halbmondförmige Honigdrüse, mediane Drüsen fehlen. Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, bleibend, Narbe gestutzt, kurz zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 23a) ein zweiklappig aufspringendes, vom Rücken her zusammengedrücktes, kreisförmiges bis lanzettliches Schötchen; Klappen desselben flach oder schwach gewölbt, netzaderig. Fruchtfächer mehrsamig. Scheidewand ohne Fasern, Epidermiszellen derselben unregelmäßig polygonal. Samen zweireihig, flach. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare ästig, oft mit einfachen untermischt. Zwei- oder mehrjährige Kräuter mit grundständiger Blattrosette und oft blattlosem Schaft.

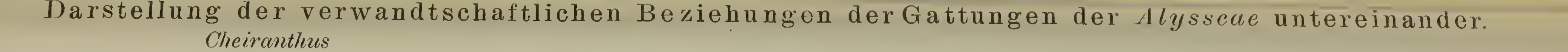
Ohne eingehende monographische Studien ist eine systematische Gruppierung der über 200 Arten dieser Gattung undurchführbar und sei hier nur hervorgehoben, daß zu den von Gilg (1) in letzter Zeit aufgestellten Sektionen noch als sechzehnte *Erophila* hinzuzufügen wäre, da ich es für nicht gerechtfertigt halte, diese Gruppe, die sonst mit der Sektion *Drabella* DC. (*Graciles* Gilg) zunächst verwandt ist, auf Grund des einzigen Merkmals der zweispaltigen Petalen generisch abzutrennen. Viel eher wären *Nesodraba, Heterodraba* und *Aizopsis* als eigene Genera zu betrachten und von *Draba* abzutrennen.

119. **Petrocallis.**

Robert Brown in Aiton, Hortus Kewensis.
Ed. 2. IV. 1812. p. 93.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter rosenrot oder lila, kurz genagelt. Staubfäden frei, ungeflügelt. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine dreieckige Honigdrüse, mediane Drüsen fehlen. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe gestutzt, seicht zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 24a) ein zweiklappig aufspringendes, ovales, vom Rücken zusammengedrücktes Schötchen; Klappen desselben flach, Scheidewand ohne Fasern, mit unregelmäßig polygonalen Epidermiszellen (Taf. X, Fig. 24c). In jedem Fach oben zwei Samenknospen mit angewachsenem Funiculus. Samen flach, ungeflügelt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig oder verschoben rückenwurzelig. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Dichtrasige Hochgebirgspflanzen mit fingerförmig 3—5spaltigen, am Rande gewimperten Blättern, im übrigen kahl. Hochgebirge Europas und Westasiens.

Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen der *Alysseae* untereinander.



Petrocallis ist mit *Draba* zweifellos zunächst verwandt und wird von Baillon sogar mit dieser Gattung vereinigt. Die weite Trennung beider Gattungen wegen der bei *Petrocallis* mangelnden, bei *Draba* verzweigten Trichome, wie sie Prantl vornahm, ist höchst unnatürlich.

Zu bemerken wäre noch, daß die neuerdings von Bornmüller wieder aufgefundene *Petrocallis fenestrata* Boiss. entgegen Prantls (2) Meinung zweifellos eine echte *Petrocallis* ist; *Pseudovesicaria digitata* C. A. Mey. hingegen, in der Prantl eine zweite Art von *Petrocallis* vermutet, ist der Vertreter eines weit verschiedenen, oben besprochenen Genus.

4. Tribus: *Brassiceae*.

De Candolle, Systema. II. 1821. p. 151.

An der Basis der kurzen Staubblätter, und zwar meist an deren Innenseite, je eine meist hufeisenförmige oder quergestreckte Honigdrüse, außerdem meist eine große Drüse außen vor den langen Staubblattpaaren. Frucht bei den einfacheren Formen eine zweiklappig aufspringende Schote, deren Klappen nicht bis zur Spitze der Frucht reichen, so daß ein kurzer oder längerer, oft Samen enthaltender, kegeliger oder flachgedrückter, bloß aus dem Replum gebildeter Schnabel vorhanden ist. Bei den mehr spezialisierten Formen wird die Trennung in zwei Glieder, ein unteres „Valvarglied", an dessen Bildung die Klappen teilnehmen, und ein dem Schnabel entsprechendes „Stylarglied", das oft Samen enthält, immer deutlicher, bei einzelnen Gattungen kommt es schließlich zu einer bis auf ein kleines Rudiment vollständige Reduktion, ja selbst zum Schwinden des Valvargliedes. Epidermiszellen des Septums unregelmäßig polygonal, oft mit welligen Wänden. Keimblätter bis auf wenige Ausnahmen rinnig längsgefaltet mit in der Rinne liegenden Würzelchen, Keimling demnach orthoploc. Myrosinzellen im Mesophyll, chlorophyllführend. Haare einfach.

Die Tribus der *Brassiceae* ist eine von der Mehrzahl der Systematiker anerkannte, schon von De Candolle (1) in fast gleichem Umfange wie von mir aufgestellte Gruppe, die zweifellos innerhalb der Cruciferen den natürlichsten Verwandtschaftskreis darstellt. Speziell den Arbeiten von Pomel (1, 2) und Solms-Laubach (3) verdanken wir eine so eingehende Kenntnis der hierhergehörigen Genera, daß uns auch der phylogenetische Zusammenhang der einzelnen Gattungen, zum mindesten innerhalb der Subtribus der *Brassicinae, Rapistrinae* und *Vellinae* in ziemlich klarem Lichte erscheint. Anders steht es freilich mit den Subtribus der *Savignyinae* und *Moricandiinae;* speziell bei den letzteren ist die Zugehörigkeit zu den *Brassiceae* noch keineswegs ganz sichergestellt.

Als ursprünglichste Gattungen haben wir zweifellos jene anzusehen, bei denen der Fruchtschnabel noch sehr wenig entwickelt ist, wie bei *Sinapidendron, Diplotaxis, Ammosperma.* Von diesen Gattungen aus läßt sich eine Weiterentwicklung nach zwei Rich-

tungen verfolgen. Wir finden einerseits Formen mit Samen bergendem Schnabel, wie *Hirschfeldia,* welche zu einer immer deutlicheren Entwicklung dieses Schnabels führt, während der übrige Teil der Frucht eine immer mehr zunehmende Reduktion erfährt. So finden wir bald die deutliche Gliederung der Frucht in ein Stylar- und Valvarglied, wie bei *Cordylocarpus*,. *Erucaria.* Während das Stylarglied sich mächtig entwickelt, sogar mehrsamig wird, wie bei *Hemicrambe, Enarthocarpus,* erfährt das Valvarglied eine immer stärkere Reduktion, wird einsamig, bleibt geschlossen und wird schließlich ganz rudimentär, wie bei *Crambe, Fortuynia, Calepina.* Andrerseits finden wir Formen, bei denen der Fruchtschnabel keine Samen enthält und zu einem schwertförmigen Fortsatz wird, wie bei *Sinapis,* gleichzeitig wird auch der Valvarteil der Schote verkürzt *(Eruca)* und dies führt uns dann zur Gruppe der *Vellinae,* bei denen wir wieder die deutliche Gliederung in den kurzen ein- oder wenigsamigen Valvarteil und den hier auf einen schwert- oder pfriemenförmigen Fortsatz reduzierten Stylarteil finden.

Schwieriger als die phylogenetische Gliederung innerhalb der *Brassiceae* ist die Ableitung der ganzen Gruppe. Wenn wir hierbei die ursprünglicheren Formen der *Brassiceae,* wie *Hirschfeldia, Brassica* etc. ins Auge fassen, so kann nur eine Gruppe mit schotenförmigen Früchten und sowohl medianen als lateralen Honigdrüsen in Betracht kommen, also die *Arabideae* und unter diesen speziell die die gleiche Verteilung der Myrosinschläuche wie die *Brassiceae* aufweisenden *Arabidinae,* wenn auch eine Ableitung der *Brassiceae* von einer Endo-Idioblasten führenden Gruppe nicht ganz ausgeschlossen wäre. Gerade unter den *Arabidinae* existiert aber eine Pflanze, die in manchen Beziehungen Annäherungen an die *Brassiceae* zeigt, und das ist *Arabis pauciflora* Garcke *(A. brassicaeformis* Wallr.). Bei dieser Art, auf die schon Solms (3) aufmerksam gemacht hat, weisen die Honigdrüsen eine Annäherung an die *Brassiceae* insofern auf, als der die kurzen Staubblätter an der Basis umgebende Drüsenring nicht wie bei der Mehrzahl der Arabisarten an der Außenseite verbreitert und nach unten vorgezogen, sondern im Gegenteil an der Außenseite stark verdünnt ist, so daß der Unterschied zwischen dieser Form und einer nach außen offenen halbmondförmigen Drüse nur mehr ein gradueller ist. Des weiteren sei auf die starke Variabilität in der Embryolage hingewiesen, welche mitunter selbst eine angedeutete Orthoplocie aufweist und endlich auf den an viele *Brassiceae* gemahnenden Habitus und die Übereinstimmung in der Verteilung der Myrosinschläuche. Ich will keineswegs *Arabis brassicaeformis* als Stammform der *Brassiceae* angesehen wissen, ich will nur darauf hinweisen, daß die Ableitung der *Brassiceae* von den *Arabideae* auf dem Wege von Formen, wie sie uns *Arabis pauciflora* darstellt, denkbar wäre.

Es gibt nur noch eine Gruppe innerhalb der Cruciferen, welche zu den Brassiceen anscheinend nahe verwandtschaftliche Beziehungen aufweist, nämlich die *Moricandiinae.* Eine Ableitung der *Brassiceae* von den *Moricandiinae* scheint jedoch nicht wahrscheinlich. Während nämlich die *Brassiceae* in Bezug auf Frucht- und Samenbau

gegenüber den *Moricandiinae* auf einer entschieden vorgeschritteneren Entwicklungsstufe stehen, weisen die letzteren in Bezug auf den Bau der Honigdrüsen eine Reduktion, den Abort der medianen Drüsen, auf, können also nur als abgeleitete Formen betrachtet werden. Es ist daher anzunehmen, daß die *Moricandiinae* einen abgeleiteten Seitenzweig der *Brassiceae* darstellen und mit den *Alysseae* nichts zu tun haben; eine Ableitung der *Brassiceae* von den *Moricandiinae* sowie überhaupt von den *Alysseae* scheint absolut ausgeschlossen.

1. Subtribus: *Brassicinae.*

(Prantl in Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenf. III. 2. 1890. p. 155 als Subtribus der *Sinapeae)*
Hayek, Flora von Steiermark. I. 1909. p. 548.

Frucht meist aufspringend, selten geschlossen bleibend, verlängert, mit mehr oder minder deutlichem, mitunter Samen enthaltendem, aber nicht quer abgegliedertem Schnabel.

120. **Diplotaxis.**

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 618.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb. Staubfäden einfach. Am Grunde der kurzen Staubblätter innen je eine nierenförmige, vor je zwei langen Staubblättern je eine zungenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten auf sehr kurzem, undeutlichem Gynophor. Griffel kurz, Narbe groß, zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 27 a) eine flache, lineal-lanzettliche, zweiklappig aufspringende Schote mit zweischneidigem, 2—3 mm langem, vom Griffel nicht deutlich geschiedenem Schnabel. Klappen der Frucht flach, mit deutlichem Mittelnerv. Septum ziemlich derb, mit welligen, dickwandigen Epidermiszellen. Samen zweireihig, eiförmig, von der Seite schwach zusammengedrückt. Keimblätter rinnig längsgefaltet mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige oder ausdauernde, am Grunde mitunter verholzende Kräuter mit schaftartigem, wenigblätterigem Stengel und fiederteiligen Blättern. Mediterrangebiet und Mitteleuropa.

Zerfällt in drei Sektionen:

1. *Catocarpum* De Candolle, Syst. II. p. 629. Frucht fast schnabellos, herabgebogen.
2. *Anocarpon* De Candolle, Syst. II. p. 630 pro parte. Frucht mit kurz pfriemlichem, samenlosem, schwach zweischneidigem Schnabel, aufrecht.
3. *Rhynchocarpum* Prantl in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. 1890. p. 176. Frucht mit konischem, 1—2 Samen enthaltendem Schnabel.

121. **Sinapidendron.**

Lowe. Plantae maderenses. 1831. p. 86.

Kelchblätter abstehend, am Grunde gesackt. Kronblätter kurz genagelt, gelb. Staubfäden frei. An der Basis der kurzen Staubblätter innen je eine nierenförmige, zwischen je zwei langen Staubblättern je eine zungenförmige Drüse. Fruchtknoten auf kurzem, aber meist deutlichem Gynophor. Griffel kurz. Narbe groß, etwas zweilappig. Frucht (Taf. IX, Fig. 25a) eine lineale, zweiklappig aufspringende Schote mit kurzem, vom Griffel nicht deutlich gesondertem, samenlosem Schnabel. Fruchtklappen schwach gewölbt, mit starkem Mittelnerv, Septum derb, mit polygonalen, dickwandigen Epidermiszellen. Samen einreihig, eiförmig. Keimblätter rinnig gefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche nicht nachweisbar. Haare fehlend. Ästige Halbsträucher mit ungeteilten Blättern. Kanarische und Kapverdische Inseln.

Diese Gattung ist nicht etwa von *Diplotaxis* direkt abzuleiten, sondern stellt gleich dieser einen sehr ursprünglichen Brassiceentypus dar.

122. **Ammosperma.**

Hook. in Bentham et Hooker, Genera pl. I. 1862. p. 82.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter genagelt, violett. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der Basis der kurzen Staubblätter je eine kleine hufeisenförmige Honigdrüse, ferner bei *A. cinereum* je eine große Drüse außen vor den langen Staubblattpaaren, welche bei *A. teretifolium* fehlt. Frucht (Taf. X, Fig. 26a) eine schmal lineale, zweiklappig aufspringende Schote, deren Klappen nicht ganz bis zur Spitze reichen und einen kurzen, flachen, lanzettlichen Schnabel freilassen. Klappen mit Mittelnerv und oft mehreren parallelen Längsnerven, durch die Samen etwas höckerig aufgetrieben. Epidermiszellen der Scheidewand quergestreckt, mit welligen Wänden. Samen ein- oder zweireihig, kugelig. Keimblätter etwas konkav, mit am Rücken in der Aushöhlung liegenden Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach. Ästige einjährige Kräuter mit fiederteiligen Blättern. Nordafrika.

Eine sehr interessante Gattung, deren systematische Stellung mir lange zweifelhaft blieb. Doch spricht die Gestalt der Honigdrüsen bei *A. cinereum*, die deutlich geschnäbelte Frucht, die Art der Behaarung und die Verteilung der Myrosinzellen, sowie der Habitus am ehesten für die Zugehörigkeit der Gattung zu den Brassiceen, innerhalb welcher Gruppe die Gattung wegen der nur angedeuteten Orthoplocie, der geringen Ausbildung des Fruchtschnabels und der oft zweireihigen Samen jedenfalls einen ziemlich ursprünglichen Typus darstellt. Andrerseits ist *Ammosperma* die einzige Gattung, die als Bindeglied zwischen den *Brassicinae* und den *Moricandiinae* aufgefaßt werden kann.

123. **Brassica.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 666,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 199.

Kelchblätter aufrecht oder abstehend, an der Basis mitunter leicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb. Staubfäden einfach, frei. Innen an der Basis der kurzen Staubblätter je eine meist nierenförmige Honigdrüse, ferner je eine große Drüse vor jedem langen Staubblattpaar (Taf. X, Fig. 28 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe groß, kopfig, seicht zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 28 a) eine lineale, meist stielrunde Schote mit kurzem oder verlängertem, konischem oder undeutlich zusammengedrücktem, samenlosem Schnabel. Fruchtklappen mehr oder minder gewölbt, mit kräftigem Mittelnerv. Septum mit dickwandigen, unregelmäßig welligen Epidermiszellen. Samen einreihig, kugelig. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach oder fehlend.

Zerfällt in drei Sektionen:

1. *Melanosinapis* (Schimp. et Spenn. Fl. Frib. III. 1829. p. 94 als Gattung), Neilreich, Flora v. Wien. 1846. p. 495. Fruchtschnabel kurz zylindrisch, Früchte an die Spindel angedrückt.
2. *Oreobrassica* Prantl in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. 1890. p. 177. Fruchtschnabel konisch, kurz. Blätter nur grundständig. Stengel blattlos.
3. *Napus* (Schimp. et Spenn. Fl. Frib. III. 1829. p. 939 als Gattung), Neilr., Fl. v. Wien. 1846. p. 493. Fruchtschnabel konisch, verlängert, oft schwach zusammengedrückt. Stengel meist beblättert.

124. **Sinapis.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 668,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 229.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter gelb. Innen an der Basis der kurzen Staubblätter je eine nierenförmige bis rechteckige Honigdrüse, ferner vor jedem der längeren Staubblattpaare je eine zungenförmige Drüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel allmählich in den Schnabel des Fruchtknotens übergehend, Narbe groß. Frucht (Taf. X, Fig. 30 a) eine zweiklappig aufspringende Schote mit langem, mehr oder minder seitlich zusammengedrücktem bis zweischneidigem Schnabel. Fruchtklappen gewölbt, mit 3—5 Längsnerven, oft über den Samen höckerig. Septum derb, mit sehr dickwandigen, polygonalen Epidermiszellen. Samen kugelig, einreihig. Keimblätter zweilappig, rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit ungeteilten oder leierförmig-fiederspaltigen Blättern. Mittelmeergebiet, Europa, Nordasien.

Die Gattungen *Sinapis* und *Brassica* sind miteinander nahe verwandt und schwer voneinander zu trennen. Die älteren Autoren schieden die beiden Gattungen auf Grund des allerdings sehr unwesentlichen Merkmales der bei *Brassica* ein-, bei *Sinapis* drei- bis fünfnervigen Fruchtklappen. Prantl (2) hingegen unterscheidet die beiden Gattungen auf Grund des bei *Sinapis* flachen, bei *Brassica* stielrunden Fruchtschnabels. Nun gibt es einige Arten, welche Prantl unter *Brassica* Sekt. *Ceratosinapis* zusammenfaßt, welche bezüglich der Form des Fruchtschnabels zwischen beiden Gattungen etwa die Mitte halten. Meiner Ansicht nach sind diese Arten aber doch eher zu *Sinapis* zu stellen. Doch ist es zweifellos, daß eine scharfe Trennung der beiden Gattungen, wenn überhaupt, nur nach einer monographischen Durcharbeitung derselben möglich sein wird.

125. **Eruca.**

Adanson, Fam. d. pl. II. 1763. p. 418.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß, gelblich oder violett, mit dunklem Adernetz. Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, Narbe rundlich. Innen an der Basis der kurzen Staubblätter eine wulstige, halbmondförmige Honigdrüse, vor den langen Staubblattpaaren eine kurz zungenförmige Drüse. Frucht eine kurze, zweiklappig aufspringende Schote mit flach zusammengedrücktem, langem, samenlosem Schnabel; Klappen der Frucht (Taf. X, Fig. 31 a) gewölbt, mit starkem Mittelnerv. Septum ziemlich zart, seine Epidermiszellen polygonal, mit dicken, welligen Wänden. Samen ein- bis zweireihig, etwas zusammengedrückt. Keimblätter abgerundet, rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit fiederspaltigen Blättern. Mediterrangebiet.

Steht der Gattung *Sinapis* sehr nahe, ist aber durch die viel kleineren, etwas flachen Samen und die abgerundeten Keimblätter verschieden.

126. **Hirschfeldia.**

Mönch, Methodus. 1794. p. 269.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter gelb oder weißlich, oft dunkel geadert. Staubfäden frei, einfach. Am Grund der kurzen Staubblätter innen je eine dreilappige Honigdrüse, ferner vor jedem der langen Staubblattpaare eine große Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 29 a) eine zweiklappig aufspringende Schote mit deutlichem, konischem, fast stets einen Samen enthaltendem Schnabel. Klappen gewölbt, mit Mittelnerv, oft höckerig. Septum zart, mit unregelmäßig polygonalen, quergestreckten Epidermiszellen. Samen einreihig, zuweilen undeutlich zweireihig, etwas flachgedrückt. Keimblätter gestutzt, rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Ein-

jährige Kräuter mit oft deckblätterigen Trauben und fiederteiligen Blättern. Mittelmeergebiet bis Mitteleuropa.

Die Arten gliedern sich in zwei Sektionen:

1. *Erucastrum* (Presl FC. Sicula. I. p. 92 als Gattung). Fruchtstiele schlank, meist abstehend.
2. *Euhirschfeldia* Hayek. Fruchtstiele so dick wie die Frucht, die Traubenspindel angedrückt.

127. **Rhynchosinapis.**[1])

Hayek hoc loco.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb. Staubfäden einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine große Honigdrüse, ferner je eine Drüse vor den langen Staubblattpaaren. Fruchtknoten sitzend, Griffel undeutlich, Narbe groß, kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 32 a) eine zweiklappig aufspringende Schote mit verlängertem, schwertförmig zusammengedrücktem, mehrere Samen enthaltendem Schnabel. Klappen gewölbt, mit kräftigen Längsnerven. Samen kugelig, einreihig; Keimblätter zweilappig, rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll. Ästige Pflanze mit fiederspaltigen Blättern. Spanien.

Diese auffallende Pflanze wurde von Boissier zu *Brassica*, von Nyman wegen des samenhaltigen Schnabels zu *Erucastrum*, von Prantl zu *Sinapis* gestellt. In keine dieser Gattungen läßt sich die Pflanze zwanglos einreihen; der das Valvarglied an Länge bedeutend übertreffende, vielsamige Schnabel, der innerhalb der *Brassicinae* einzig dasteht, rechtfertigt vielmehr die Aufstellung eines eigenen Genus für diese Pflanze.

2. Subtribus: *Raphaninae.*

(De Candolle, Regni veg. Syst. nat. II. 1821. p. 152, 649 als Tribus sub nomine *Raphaneae*),
Hayek, Flora von Steiermark. I. 1909. p. 555.

Frucht deutlich in zwei quere Glieder zerfallend, das obere, dem Fruchtschnabel der *Brassicinae* entsprechend, („Stylarglied“) stets samenhaltig und geschlossen bleibend, das untere, dem Klappenteil der *Brassicinae* entsprechend, („Valvarglied“) ein- bis mehrsamig, geschlossen bleibend, selten zweiklappig aufspringend, oder samenlos, stielartig, oder endlich bis auf ein kleines Rudiment reduziert. Keimblätter meist längsgefaltet, mitunter aber auch flach oder quer eingebogen bis unregelmäßig gewunden.

---

[1]) Sepala patala, non saccata. Petala longe unguiculata, flava. Filamenta simplicia. Ad basin filamentorum breviorum ad latus interius glandula magna, extus ad paria staminum longiorum singula glandula. Fructus dehiscens rostro elongato compresso compluria semina continente parte valvari longiore praeditus. Valvae trinerviae. Semina orbicularia, cotyledonibus longitudinaliter complicatis.

128. **Reboudia.**

Cosson et Durieu in Bulletin de la soc. bot. de France. III. 1856. p. 705.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde schwach gesackt. Kronblätter genagelt, lila. Staubfäden frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine nierenförmige, vor jedem langen Staubblattpaar eine querovale Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz. Frucht (Taf. X, Fig. 33a) walzlich, kurz zugespitzt. Stylarglied konisch, einsamig, Valvarglied zweiklappig aufspringend, 2—3 samig, mit Scheidewand, zwischen den Samen quer eingeschnürt. Scheidewand derb, mit dickwandigen, welligen Epidermiszellen. Samen kugelig, Keimblätter rinnig längsgefaltet, Würzelchen in der Rinne. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit fiederteiligen Blättern.

Die Gattung *Reboudia* bildet wegen des noch zweiklappig aufspringenden Valvargliedes der Frucht ein Bindeglied zwischen den *Brassicinae* und den *Raphaninae.*

129. **Erucaria.**

Gaertner, De fructibus et seminibus plantarum. III. 1791. Tab. 143. Fig. 9. p. 298; incl. *Hussonia* Boiss. Diagn. pl. or. VIII. p. 46.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde leicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, violett. Staubfäden frei. Innen an der Basis der kurzen Staubblätter je eine länglich viereckige, vorn etwas konkave Drüse, ferner je eine dreieckige Drüse vor jedem längeren Staubfadenpaar (Taf. X, Fig. 34b). Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe kopfig, kaum ausgerandet. Frucht (Taf. X, Fig. 34a) walzlich, allmählich gegen oben verschmälert. Stylarglied 1—2 samig, in einem flachgedrückten, mitunter hackig umgebogenen Schnabel endigend. Valvarglied zweiklappig aufspringend, mit Scheidewand, mehrsamig, zwischen den Samen etwas eingeschnürt. Klappen gewölbt, undeutlich mehrnervig. Septum ziemlich derb, Epidermiszellen desselben unregelmäßig wellig, ziemlich dickwandig. Samen rundlich, von der Seite zusammengedrückt. Keimblätter verlängert lineal, flach oder verschiedenartig gedreht oder gewunden, mit meist dem Rücken des einen anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach. Ästige Kräuter mit fiederteiligen Blättern. Mediterrangebiet bis Persien.

Obwohl *Erucaria* der vorigen Gattung sehr nahesteht, weicht sie von derselben doch nicht unerheblich durch den von jeder Regel abweichenden Samenbau ab, indem der Keimling nicht wie bei allen übrigen *Brassiceae* (mit Ausnahme von *Cakile*) rinnig längsgefaltete Keimblätter mit in der Rinne liegendem Würzelchen aufweist, sondern die verlängert linealen, fast bandförmigen Kotyledonen in verschiedenartigster Weise gebogen oder gewunden erscheinen. Dies ist auch der Grund, daß bisher fast noch kein Autor, der auf

das Merkmal des Samenbaues irgendwie Gewicht legt, die Gattung zu den *Brassiceae* zu stellen gewagt hat, wo sie doch einzig ihren richtigen Platz findet. Selbst Prantl (2), der die Lage der Kotyledonen bei Aufstellung seines Systems gar nicht berücksichtigt, scheidet wegen der nicht orthoplocen Samen *Erucaria* (und *Cakile*) aus den *Brassiceae* aus und stellt sie zu seinen *Sisymbriinae,* die die unzusammengehörendsten Dinge umfassen. Und Solms, dem wir so meisterhafte Untersuchungen über die Embryolage überhaupt und speziell bei *Erucaria* verdanken (vergl. Solms 4), und der selbst die schlagendsten Beispiele für die Unzuverlässigkeit der dem Samenbau entnommenen Merkmale liefert, weist jeden Gedanken an eine direkte Verwandtschaft zwischen *Erucaria* und *Reboudia* entschieden zurück. (Vergl. die Ausführungen bei Solms (4) p. 40.

Trotz aller dieser gegenteiligen Ansichten ist es für mich zweifellos, daß *Erucaria* unbedingt in die Gruppe der *Brassiceae-Raphaninae* gehört. Der so charakteristische Fruchttypus mit der queren Gliederung in ein Stylar- und ein Valvarglied findet sich nirgends wieder als bei den *Raphaninae* und wäre ganz unverständlich, wenn wir ihn nicht von der Schote der *Brassicinae* mit ihrem hohlen Fruchtschnabel ableiten könnten. Und ebenso wie im Fruchtbau sind die *Brassiceae* auch durch die sehr charakteristische Ausbildung der Honigdrüsen, je eine Drüse an der Innenseite der kurzen Staubblätter und je eine an der Außenseite der langen Staubblattpaare ausgezeichnet, welcher Typus sich ebenfalls sonst nirgends innerhalb der Cruciferen wiederfindet. Und nicht nur in diesen beiden Merkmalen, Fruchtbau und Honigdrüsen, stimmen *Erucaria* mit den *Raphaninae* überein, sondern auch in allen anderen, wie Gestalt der Trichome, Verteilung der Myrosinschläuche, Bau der Narbe und schließlich auch im Habitus und weicht einzig und allein in Bezug auf die Embryolage ab. Und wegen dieses einen Merkmals soll *Erucaria* zu den *Brassiceae* gar keine verwandtschaftlichen Beziehungen aufweisen, eines Merkmals, dessen geringer Wert für die Systematik in zahllosen anderen Fällen heute längst anerkannt ist und wofür sich die Beispiele von Tag zu Tag mehren. Wir wissen heute, daß bei *Aethionema* pleurorhize und notorhize Samen auf ein und derselben Pflanze vorkommen, wir wissen, daß bei *Schizopetalum* einige Arten notorhize, andere spirolobe Keimlinge haben, daß bei zahllosen Gattungen der Same zwischen Notorhizie und Pleurorhizie schwankt; wir stellen jetzt die spirolobe *Bunias* neben die platylobe *Boreava,* die orthoploce *Moricandia* neben die notorhize *Conringia* ohne irgend ein Bedenken, aber gerade *Erucaria,* für die noch dazu eine „typische" Embryolage, wie Solms (4) gezeigt hat, gar nicht festgestellt ist, und bei der nicht selten besonders im Stylarglied die Samen mehr oder minder orthoploc sind, muß aus den *Raphaninae* ausgeschieden werden. Bei Berücksichtigung aller Merkmale kann ein Nichtzutreffen eines einzigen, noch dazu wenn es so wenig zuverlässig ist, keineswegs ausschlaggebend sein. Bisher hat von allen Autoren einzig Bayer (1) die richtige systematische Stellung von *Erucaria* erkannt.

130. **Morisia.**

J. Gay in Colla Hort. Ripul. App. IV. 1829. p. 50.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde etwas gesackt. Kronblätter genagelt, gelb. Staubfäden einfach, frei. Honigdrüsen sehr undeutlich, mediane und laterale vorhanden. Fruchtknoten auf eben angedeutetem Gynophor, Griffel verlängert, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X. Fig. 35 a) kurz. zweigliederig. Das Stylarglied fast kugelig, kurz bespitzt, mit Scheidewand, zwei- bis mehrsamig, das Valvarglied wenig größer, etwas gedunsen, zweiklappig aufspringend, zwei- bis mehrsamig, meist in der Mitte etwas eingeschnürt, mit Scheidewand und zweireihigen Samen. Septum derb, seine Epidermiszellen mit dicken, welligen Scheidewänden. Samen im Stylarglied aufrecht, im Valvarglied wagerecht oder hängend. Keimblätter der oberen Samen rinnig längsgefaltet, der unteren etwas konkav, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Ausdauernde, stengellose Pflanzen mit fiederspaltigen Grundblättern, achselständigen Blüten und kräftigen, S-förmig abwärtsgebogenen und die reife Frucht in den Boden versenkenden Fruchtstielen.

Hat zwar im vegetativen Aufbau große Ähnlichkeit mit *Cossonia*, neben welche Gattung sie von Prantl (2) gestellt wird, im Fruchtbau aber stimmt sie fast ganz mit *Reboudia* überein.

131. **Guiaroa.**

Cosson, Notes sur pl. du midi de l'Espagne. III. 1851. p. 97

Kelchblätter etwas abstehend, leicht gesackt. Kronblätter schmal, lang genagelt, gelb. Staubfäden einfach. Innen an der Basis der kurzen Staubblätter je eine quergestreckte Honigdrüse, an der Außenseite der langen Staubblattpaare je eine kurz zungenförmige. Fruchtknoten sitzend, Griffel fast fehlend, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 36 a) mit kurzem, schmalem Valvar- und viel breiterem Stylarglied. Stylarglied verkehrt-eiförmig bis kugelig, kurz zugespitzt, mit acht glatten Längsrippen, innen mit Scheidewand, zweifächerig, mit je einem aufrechten Samen in jedem Fach; Valvarglied kürzer und bedeutend schmäler, mit von außen deutlich sichtbaren glatten Klappen, nicht aufspringend, mit Scheidewand, in jedem Fach mit einem Samen oder einsamig mit an die Wand gedrückter Scheidewand. Samen eiförmig. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjähriges Kraut mit fiederteiligen Blättern. Spanien.

Steht wegen der auch im Stylargliede erhaltenen Scheidewand wohl mit den vorigen Gattungen in direktem Zusammenhang, von denen sie durch stärkere Reduktion des Valvargliedes abweicht. Eine Verwandtschaft der Gattung mit den *Vellinae* kann nur dann angenommen werden, wenn man diese Gruppe im Sinne Prantls auffaßt, was ich für ganz verfehlt halte. Bei den echten *Vellinae*

ist das Stylarglied zu einem schwert- oder pfriemenförmigen Schnabel reduziert, die von Prantl (2) dazu gezogenen Genera mit zweifächerigem vorderen Glied haben nichts mit ihnen zu tun.

132. Cordylocarpus.

Desfontaines, Flora Atlantica. II. 1800. T. 151. p. 79.

Kelchblätter aufrecht abstehend, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, blaßgelb. Staubfäden einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine hufeisenförmige Honigdrüse, vor den zwei längeren Staubblattpaaren je eine kurz zungenförmige Drüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 37 a) mit kugeligem, verdicktem Stylar- und dünn walzlichem Valvarglied; Stylarglied kugelig, in einem vierkantig-pfriemlichem Schnabel plötzlich zugespitzt, mit acht in papilläre Fortsätze zerteilten Längswülsten, die seitlichen Wülste breiter als die übrigen und weniger zerteilt; das Glied selbst mit einem aufrechtem Samen. Valvarglied viel länger und schmäler als das Stylarglied, zylindrisch, zwischen den Samen leicht eingeschnürt, 4—6 samig, ohne Scheidewand. Samen mit rinnig längsfaltigen Keimblättern und in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjähriges Kraut mit fiederteiligen Blättern und dicken, abstehenden Fruchtstielen. Nordafrika.

Zeigt eine bedeutend schärfere Differenzierung zwischen Stylar- und Valvarglied als die vorigen Gattungen und zeigt im ganzen Fruchtbau hochgradig xerophile Anpassung. Die Verbreitung findet offenbar so statt, daß die ganze Pflanze mit den nicht abfälligen und nicht aufspringenden Früchten vom Winde herumgetrieben wird und sich schließlich mit Hilfe der Stylarteile der Früchte verankert.

Die von Pomel (1) aufgestellte Gattung *Rapistrella* stellt, wie Solms kürzlich überzeugend nachgewiesen hat, einen Bastard von *Cordylocarpus muricatus* mit einer Rapistrumart, wahrscheinlich *R. Linnaeanum*, dar.

133. Otocarpus.

Durieu in Revue botanique. II. 1847. p. 435.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde leicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine kleine nierenförmige, vor dem langen Staubblattpaar je eine kurz schuppenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 38 a) mit stark verdickten Stylar- und kurz walzlichem Valvarglied. Stylarglied kugelig, in einen spitzen, seitlich flachgedrückten Schnabel plötzlich verschmälert, mit dicken, paarigen, medianen Wülsten und dicken, unregelmäßig gewellten, wagerechten, lateralen Flügeln, mit einem aufrechten Samen; Valvarglied nicht aufspringend, vierkantig, etwa so lang als breit, mit 1—2 hängenden

Samen, beide mit an die Wand gedrückter Scheidewand. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche nicht nachweisbar. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit fiederspaltigen Blättern und kurzen, dicken, aufrechten Fruchtstielen. Nordafrika.

Unterscheidet sich von *Cordylocarpus* wesentlich nur durch das kurze, höchstens zweisamige Valvarglied. Diese nahe Verwandtschaft mit *Cordylocarpus* ist es auch, die mich veranlaßt, *Otocarpus* von *Rapistrum* generisch abzutrennen, da *Otocarpus* vielleicht von *Cordylocarpus* direkt abzuleiten ist, während *Rapistrum* eher mit *Reboudia* in Zusammenhang zu bringen ist.

134. **Rapistrum.**

Desvaux in Journal bot. III. 1813. p. 150;
incl. Didesmus Desv. l. c. T. 25. p. 160.

Kelchblätter abstehend, am Grunde nicht oder leicht gesackt. Kronblätter länglich, genagelt, gelb oder weiß. Staubfäden einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine länglich-viereckige bis nierenförmige oder polygonale, an der Außenseite der längeren Staubblattpaare je eine kurz zungenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 39 a) aus zwei ungefähr gleichgroßen Gliedern bestehend, zwischen denselben tief eingeschnürt. Das Stylarglied kugelig bis ellipsoidisch, in einen kurz konischen bis fädlichen Schnabel rasch verschmälert, mit vier bis acht glatten Längsrippen und überdies mitunter quer runzelig, mit einem aufrechten Samen und dünner, an die Wand gedrückter Scheidewand. Das Valvarglied nicht aufspringend, wenig schmäler als das Stylarglied, eiförmig, mehr oder minder deutlich längsrippig, mit 1—2 Samen. Keimblätter rinnig längsgefaltet mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Ein- bis zweijährige Kräuter mit fiederspaltigen Blättern. Mittelmeergebiet bis Mitteleuropa.

Die Gattung schließt sich direkt an *Reboudia* an, von welcher sie sich durch das einsamige, nicht aufspringende Valvarglied unterscheidet.

135. **Ceratocnemon.**

Cosson et Balansa in Bullet. d. l. soc. bot. d. France.
XX. 1873. p. 239.

Kelchblätter abstehend, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter genagelt, weiß. An der Innenseite der kurzen Staubblätter und an der Außenseite jedes langen Staubblattpaares je eine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. X, Fig. 40 a) deutlich zweigliederig, das Stylarglied einsamig, länglich-pyramidenförmig, in den Griffel allmählich verschmälert, dem Valvarglied breit aufsitzend; dieses kurz prismatisch, vierkantig, breiter als das Stylarglied, nicht aufspringend,

einsamig, die Klappen an der Spitze mit je einem kurzen hörnchenartigen, aufwärtsgerichteten Fortsatz. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit fiederteiligen Blättern. Marokko.

Ceratocnemon stimmt im Wesentlichen mit *Rapistrum* überein, unterscheidet sich von dieser Gattung aber durch andersgestaltete, wenn auch im Wesentlichen gleichgebaute Früchte.

136. **Cakile.**

De Candolle, Regni veg. systema nat. II. 1821. p. 427.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, lila oder weiß. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, innen etwas eingebuchtete Honigdrüse, ferner je eine Drüse vor jedem langen Staubblattpaar (Taf. X, Fig. 41 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend, Narbe breit, sitzend. Frucht (Taf. X, Fig. 41 a) zweischneidig zusammengedrückt. Stylarglied zusammengedrückt kegelförmig, glatt, mit einem aufrechten Samen. Valvarglied kürzer, verkehrt- kegel- oder kreiselförmig, nicht aufspringend, oben breiter als das Stylarglied, mit einem hängenden Samen. Scheidewand fehlend. Keimblätter dick, flach, mit der Seite, selten dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Einjährige, ästige, kahle Kräuter mit ungeteilten oder fiederspaltigen, dicklichen Blättern.

Was oben von *Erucaria* gesagt wurde, gilt in gleichem Maße von *Cakile.* Auch diese Pflanze ist nach allen ihren Merkmalen, Fruchtbau, Honigdrüsen, Verteilung der Myrosinschläuche eine typische Brassicee, weicht aber von allen übrigen Gattungen dieser Gruppe gleichwie *Erucaria* durch die nicht orthoploce Keimlingslage ab. Leichter noch als bei *Erucaria* ist aber bei *Cakile* dieses abweichende Verhalten zu erklären. Nach den trefflichen Untersuchungen Hannings ist die Embryolage der Cruciferen das Resultat des Verhältnisses der Länge und Breite der Kotyledonen zu den ihnen im Embryosacke zur Verfügung stehenden Raum. Diese schmalen Kotyledonen führen in der Regel zur Notorhizie, breitere, dünnere Kotyledonen zur Pleurorhizie oder eventuell zur Orthoplocie. Es ist klar, daß letztere nur dann zustande kommen kann, wenn die Kotyledonen entsprechend dünn sind, um auf einen seitlichen Druck durch Längsfaltung und nicht durch eine Drehung, die zur Pleurorhizie führen würde, zu reagieren. Tatsächlich sind ja auch die Kotyledonen der *Brassiceae* (man denke an die Keimblätter von *Brassica, Sinapis* und *Raphanus*) verhältnismäßig sehr dünn gebaut. Die halophile, sukkulent gebaute *Cakile* macht aber von dieser Regel eine Ausnahme, die sukkulente Ausbildung hat sich hier auch auf die Kotyledonen erstreckt, und es wird niemand Wunder nehmen, wenn diese dicken Keimblätter, wie sie uns z. B. Pomel (1) unter Figur 21 abbildet, eine Längsfaltung nicht eingegangen sind, sondern mehr oder minder flach bleiben. Hervor-

gehoben sei übrigens, daß auch bei *Cakile* ab und zu eine angedeutete Orthoplocie vorkommt, was schon Koch (1) erwähnt und auch Pomel abbildet.

Was die nähere Verwandtschaft anbetrifft, so ist *Cakile* jedenfalls mit *Rapistrum* zunächst in Beziehung zu bringen, mit dem es in Bezug auf das einsamige Stylar- und Valvarglied übereinstimmt, doch läßt es sich kaum direkt von dieser Gattung ableiten, sondern stellt einen vielleicht durch die halophile Lebensweise stark veränderten Typus dar.

137. Crambe.

Linné, Species plantarum. Ed. 1. p. 671,
Gen. pl. Ed. 5, 1754. p. 327.

Kelchblätter abstehend, Kronblätter kurz genagelt, weiß. Staubfäden frei, die längeren außen oft mit einem Zahn versehen. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine kleine, außen konkave Honigdrüse, ferner je eine große Drüse vor jedem längeren Staubblattpaar. Fruchtknoten sitzend, keulig, Griffel kurz, Narbe fast sitzend. Frucht (Taf. X, Fig. 42 a) nicht aufspringend, mit großem, samenhaltigem Stylar- und kurzem, samenlosem Valvarglied. Stylarglied kugelig, glatt, erst etwas fleischig, später trocken, glatt, ohne Scheidewand, mit einem an langem aufsteigendem Funiculus hängendem Samen. Valvarglied kurz, zylindrisch oder eiförmig, viel kleiner als das Stylarglied, samenlos. Keimblätter zweilappig, rinnig gefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach oder fehlend. Ein- oder mehrjährige Kräuter oder Halbsträucher mit großen, ungeteilten oder fiederspaltigen Blättern. Mittelmeergebiet von den Kanarischen Inseln bis Zentralasien und Nordeuropa.

Die Gattung *Crambe* schließt sich unmittelbar an *Rapistrum* an, bei welch letzterer Gattung ja auch gelegentlich, bei einigen Arten, wie *R. Linnaeanum*, auch immer, das Valvarglied steril bleibt, so daß *Crambe* von solchen Rapistrumformen nur mehr durch die gezähnten äußeren Staubfäden das völlig mangelnde Septum und den verlängerten Funiculus unterscheidet.

138. Muricaria.

Desvaux in Journ. bot. III. T. 25, Fig. 2. 1813. p. 159.

Kelchblätter am Grunde nicht gesackt, abstehend, bis zur Fruchtreife bleibend. Kronblätter genagelt, weiß. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter und vor jedem längeren Staubblattpaar je eine kleine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz. Frucht (Taf. X, Fig. 43 a) mit kurzem, verkehrt-kegeligem, samenlosem Valvarglied und unregelmäßig kugeligem, in einen kurz kegeligen Schnabel zusammengezogenen, von kegeligen Höckern besetztem, einsamigen Stylarglied ohne Scheidewand. Same aufrecht,[1]) länglich, Keimblätter ab-

---

[1]) Nach Baillon (1) „descendens", was nicht richtig ist.

gerundet, rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige Kräuter mit fiederspaltigen Blättern und unscheinbaren Blüten. Nordafrika.

Muricaria schließt sich an *Rapistrum* und *Crambe* unmittelbar an und unterscheidet sich im wesentlichen durch noch stärkere Reduktion des Valvargliedes.

139. **Kremeria.**

Cosson in Bulletin de la soc. bot. de France. III. 1856. p. 671.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt, abfällig. Kronblätter genagelt, gelb. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, ferner je eine kleine Drüse an der Außenseite jedes längeren Staubblattpaares. Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 44a) im Umriß schief eiförmig. Valvarglied sehr kurz und klein, samenlos, Stylarglied schief rhombisch, lateral[1]), etwas zusammengedrückt, in einem schief dreieckigen, gegen die Abstammungsachse gerichteten Schnabel rasch verschmälert, mit kräftigem Mittelnerv und mit Reihen unregelmäßiger Höcker besetzt, einsamig mit einem hängenden, länglichen Samen. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Kräuter mit fiederspaltigen Blättern und ziemlich kleinen Blüten. Nordafrika.

Steht der vorigen Gattung nahe und stimmt mit ihr in Bezug auf das rudimentäre Valvar- und das einsamige Stylarglied überein, doch halte ich eine Vereinigung beider Gattungen, wie sie Prantl (2), allerdings anscheinend ohne *Kremeria* gesehen zu haben, vornimmt, für nicht gerechtfertigt, da die Frucht doch bei beiden ganz anders gestaltet ist.

140. **Zilla.**

Forskåhl, Flora aegypt. arab. 1775. p. 121.

Kelchblätter aufrecht, am Grunde nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, rot. Staubfäden frei, einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter innen eine außen offene halbmondförmige Honigdrüse, welche beiderseits an den Enden je einen gegen die langen Staubblattpaare hin zurückgebogenen Fortsatz entsendet, ferner je eine schuppenförmige Drüse vor jedem längeren Staubblattpaar (Taf. X, Fig. 45b). Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich. Frucht (Taf. X, Fig. 45a) nur aus dem Stylarglied bestehend, mit völlig abortiertem Valvarglied, breit kegelig, etwas zweiknotig, in den pfriemlichen Griffel konisch zugespitzt, mit derber, faseriger Scheidewand und holziger, harter Wandung, mitunter außen mit zwei schmalen Flügelleisten. In jedem Fruchtfach je ein hängender

[1]) d. i. „vom Rücken her" bei den latisepten Schötchen, also lateral im Sinne der Orientierung gegen die Abstammungsachse.

Same. Keimblätter grün, rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Sehr ästiger Strauch mit in Dornen umgewandelten Kurztrieben und lederigen, früh abfallenden Blättern.

In *Zilla* begegnen wir das erstemal einer Gattung, bei der das Valvarglied der Frucht vollkommen abortiert ist und diese demnach nur aus dem Stylarglied besteht. Daß wir die der Länge nach zweifächerige, pfriemlich geschnäbelte Nuß dieser Pflanzen tatsächlich als dem Stylarglied der übrigen *Rapistrinae* gleichsetzen können, erhellt nicht nur daraus, daß an der Frucht keine Spur einer Andeutung von Klappen erkennbar ist (das wäre z. B. auch bei *Bunias* und *Boreava* der Fall), sondern auch daraus, daß wir ja bei den *Rapistrinae* eine zusehends immer stärkere Rückbildung des Valvargliedes beobachten können, welches schließlich wie bei *Muricaria, Kremeria* oder der später zu besprechenden Gattung *Raphanus* nur mehr durch die äußerlich noch immer deutlich erkennbaren, aber kaum 1 mm langen Fruchtklappen repräsentiert wird. Daß bei *Zilla* auch diese letzten Reste der Valven verschwunden sind, erhellt auch daraus, daß bei einer Art, *Zilla Chaemerapistrum,* diese Klappenreste an der Basis der Frucht noch erkennbar sind, obwohl sonst der Fruchtbau dieser Art mit dem der übrigen Zillaarten völlig übereinstimmt.

141. **Calepina.**

Adanson, Familles des plantes. II. 1763. p. 423.

Kelchblätter abstehend, an der Basis nicht gesackt. Kronblätter klein, weiß. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine schuppenförmige, außen etwas konkave Honigdrüse, ferner vor jedem längeren Staubblattpaar je eine längliche Drüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz. Frucht (Taf. X, Fig. 46 a) eiförmig oder verkehrt-birnenförmig, nicht aufspringend, durch den sehr kurzen Griffel bespitzt, mit weichem Mesokarp und hartem Endokarp, mit einem hängenden Samen. Keimblätter bogig längsgefaltet, mit von den Rändern der Keimblätter umschlossenen Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjähriges Kraut mit ungeteilten, pfeilförmig stengelumfassenden Blättern und stark verlängerten Fruchttrauben. Mediterrangebiet und Westeuropa.

Calepina ist nach allen ihren Merkmalen, Gestalt der Honigdrüsen, orthoplocer Keimling, Verteilung der Myrosinschläuche, eine unzweifelhafte Brassicee. Nur bezüglich der Fruchtform ist sie schwer in dieser Gruppe einzuordnen. Doch glaube ich, daß das einsamige Nüßchen, das keine Spur von Klappen zeigt, am wahrscheinlichsten noch in ähnlicher Weise zu deuten ist wie die Frucht von *Zilla,* nämlich als das Stylarglied einer Rapistreenfrucht mit völlig abortiertem Valvargliede.

142. **Hemicrambe.**

Webb in Annales des sciences naturelles. Ser. 3. XVI. 1851. T. 19. p. 248.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter länglich, gelb. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite jedes kurzen Staubblattes und an der Außenseite jedes langen Staubblattpaares je eine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend, Narbe sitzend. Frucht (Taf. X, Fig. 47a) länglich, flach, zweigliedrig, das Valvarglied zweiklappig aufspringend, kurz, verkehrt-birnenförmig, leer oder mit 1—2 hängenden Samen, ohne Scheidewand; das Stylarglied schwertförmig, beiderseits von drei Längsnerven durchzogen, in einen flachen Schnabel verschmälert, ohne Scheidewand, 3—4 samig. Samen eiförmig, flachgedrückt, im Stylarglied die unteren hängend, die oberen wagrecht oder aufrecht. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Halbstrauch mit leierförmig fiederspaltigen Blättern und reichästigen Blütentrauben.

Der freundlichen Vermittlnng des Herrn Dr. O. Stapf in Kew verdanke ich ein wenn auch spärliches Material von dieser hochinteressanten Gattung und bin dadurch in die Lage gesetzt, einen Irrtum, der sich über den Fruchtbau derselben in die Literatur eingeschlichen hat, richtigzustellen. Webb sagt nämlich in der Diagnose der Gattung von der Frucht: „Articulis 1-locularibus, 2-valvibus“. Während Baillon (1), der die Pflanze anscheinend nicht gesehen hat, diese Wendung wörtlich abschreibt, finden wir sie bei Prantl (2) folgendermaßen übersetzt: „Frucht zweigliedrig und zweiklappig“. Hieraus wie auch aus den Worten Webbs könnte man schließen, daß bei *Hemicrambe* sowohl das Valvar- als das Stylarglied zweiklappig wären. Das wäre ein Novum innerhalb der ganzen Cruciferen, und *Hemicrambe* könnte dann kaum innerhalb der *Brassiceae* ihren Platz finden, denn eine Frucht mit zweiklappig aufspringendem Stylarglied ließe sich vom Fruchttypus der *Brassiceae* unmöglich ableiten. Die Sache verhält sich aber anders. Nur das Valvarglied ist bei der Frucht von *Hemicrambe* zweiklappig, das mehrsamige Stylarglied ist geschlossen. Die Frucht ist demnach ganz der von *Erucaria* und *Reboudia* analog gebaut und unterscheidet sich nur durch die stärkere Reduktion des 0—2 samigen Valvargliedes, läßt sich demnach leicht direkt von *Reboudia* ableiten.

143. **Enarthrocarpus.**

Labillardière, Flora syr. Dec. V. 1812. Tab. 2. p. 4.

Kelchblätter etwas abstehend, die seitlichen am Grunde mitunter etwas gesackt. Kronblätter genagelt, gelblichweiß, mit purpurnen Adern. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite jedes kurzen Staubblattes je eine etwas verlängerte Honigdrüse, ferner je eine schuppenförmige Drüse vor jedem längeren Staubblattpaar. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X,

Fig. 48a) deutlich zweigliedrig, das Valvarglied kurz, nicht aufspringend, leer oder mit 1—2 hängenden Samenknospen, das Stylarglied mehrmals länger, lineal bis keulenförmig, mitunter geschnäbelt, mit zahlreichen aufrechten Samen, ohne Scheidewand, zwischen den Samen quer gefächert und quer eingeschnürt. Samen klein, etwas flachgedrückt, mit rinnig gefalteten Keimblättern und in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige, reich behaarte Kräuter mit leierförmigen Blättern und oft deckblätteriger Traube.

Unterscheidet sich von *Hemicrambe* durch das stärker reduzierte Valvarglied und die nicht flachgedrückte, derbwandige Frucht und ist schwerlich von dieser Gattung abzuleiten, sondern wahrscheinlich mit *Reboudia* und *Erucaria* zunächst verwandt. Auch zu *Raphanus* bestehen sehr nahe Beziehungen.

144. **Raphanus.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 669,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 199.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde schwach gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß oder gelb, meist violett geadert. Staubfäden einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine große, außen konkave Honigdrüse, ferner außen vor jedem längeren Staubblattpaar je eine kleine walzliche, mitunter abortierte Drüse. Fruchtknoten auf sehr kurzem Stielchen, Griffel undeutlich, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 49a) nicht aufspringend, fast nur aus dem mehrsamigen, zwischen den Samen mehr oder minder eingeschnürtem, schwammigem und geschlossen bleibendem oder in quere Glieder zerfallendem Stylarglied bestehend, vom Valvarglied nur die ganz kleinen Rudimente der Klappen an der Fruchtbasis erkennbar. Samen eikugelig, mit rinnig längsfaltigen Keimblättern und in der Rinne liegendem Keimling. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjährige oder ausdauernde Kräuter mit fiederspaltigen Blättern. Mittelmeergebiet und Europa.

Es ist merkwürdig, daß der wirkliche Fruchtbau von *Raphanus* so lange unbekannt blieb. De Candolle (2) stellt zwar *Raphanus* in dieselbe Gruppe wie *Didesmus* und *Crambe,* aber nur auf Grund des Samenbaues und der quergegliederten Frucht, indem er die quere Gliederung der letzteren für homolog hielt der Zweigliedrigkeit des *Didesmus,* was aber ganz irrtümlich ist. Baillon (1) stellt *Raphanus* sogar mit *Cryptospora, Anchonium, Sterigma* etc. zusammen, hält also die Gliederschote aller dieser Gattungen für gleichwertig; und auch Prantl (2) scheint dieser Ansicht zu huldigen. Der erste, der die tatsächlichen Verhältnisse richtig erkannt hat, war anscheinend Pomel (1) und ihm folgten Solms (3) und Wettstein. Wenn auch die reife Frucht von *Raphanus Raphanistrum* mit der von *Cryptospora* z. B. äußerlich außerordentlich übereinstimmt, ist doch der Bau ein ganz anderer. Bei *Cryptospora* reichen die Fruchtklappen bis zur Spitze der Frucht und die ganze

Gliederschote wird aus den Fruchtklappen mit dem Replum gebildet. Anders bei *Raphanus.* Hier sind die Fruchtklappen an der Basis der Frucht als ganz kleines Rudiment zu erkennen, und das Lomentum entspricht dem Fruchtschnabel, der bei den meisten Cruciferen kaum angedeutet, bei *Diplotaxis* und besonders *Brassica* schon deutlicher erkennbar ist und bei den *Rapistrinae* als deutliches, vom Valvarglied scharf abgetrennter Teil entwickelt ist. Dieser Schnabel gehört also nur dem Replum an und bildet eine konische hohle Erweiterung desselben an der Fruchtspitze, die Fruchtklappen sind an der Bildung desselben in keiner Weise beteiligt. Wenn wir die Frucht von *Reboudia* oder *Erucaria* zum Vergleich heranziehen, entspricht die Gliederschote von *Cryptospora* dem Valvarglied dieser Frucht, das Stylarglied ist nicht ausgebildet; bei *Raphanus* entspricht die Frucht dem Stylarglied und das Valvarglied ist völlig rudimentär geworden.

Aus diesen Ausführungen ergibt sich, daß *Raphanus* bezüglich des Fruchtbaues sich unmittelbar an *Enarthrocarpus* anschließt und sich von demselben nur durch noch stärkere Reduktion des bei *Enarthrocarpus* noch deutlich erkennbaren und mitunter selbst noch 1—2 Samenknospen enthaltenden Valvarglied unterscheidet.

145. **Cossonia.**

Durieu in Annales d. scienc. nat. Ser. 3. XX. 1853. Tab. 6. p. 82.
Raffenaldia Godron in Mem. de l'Acad. Montpellier, Sect. Medic. I. 1853. p. 413.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb oder lila. Staubfäden frei, einfach. An der Innenseite jedes kurzen Staubblattes und an der Außenseite jedes langen Staubblattpaares je eine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel undeutlich, Narbe kopfig. Frucht (Taf. X, Fig. 50a) nicht aufspringend, vierkantig, oft verschiedenartig gekrümmt, mehrsamig, oben der Samen an den Kanten höckerig, quergefächert, mit schwammigem Mesokarp, nur aus dem stark verlängerten Stylarglied bestehend, vom Valvarglied die rudimentären Klappen an der Basis der Frucht kaum noch erkennbar. Samen hängend, eiförmig. Keimblätter dick, längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Ausdauernde stengellose Pflanzen mit fiederteiligen Blättern, grundständigen Blüten und bei der Reife in den Erdboden eindringenden Früchten.

Der Fruchtbau von *Cossonia* ist ganz derselbe wie bei *Raphanus.* Bezüglich der vegetativen Organe stimmt die Pflanze jedoch mit *Morisia* überein und zeigt ganz analoge Anpassungserscheinungen.

146. **Physorhynchus.**

Hooker, Icon. plant. I. 1852. p. 821, 822.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter länglich, weiß. Staubfäden einfach. An der Innenseite jedes kurzen Staub-

blattes und an der Außenseite jedes längeren Staubblattpaares je eine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe fast sitzend. Frucht (Taf. X, Fig. 51 a) quer zweigliederig. Valvarglied klein, verkehrt kegelig, durch eine Scheidewand zweifächerig, zweiklappig, mit leeren Fruchtfächern. Stylarglied viel größer, eikegelig, zugespitzt, dickwandig, mit zarter Scheidewand, mit 2—4 Samen in jedem Fache. Samen zusammengedrückt, absteigend, mit rinnig längsgefalteten Keimblättern und in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Halbstrauch mit ganzrandigen, kahlen Blättern. Afghanistan.

Physorhynchus nimmt unter den Gattungen mit mehrsamigem Stylarglied eine ähnliche Stellung ein wie *Fortuynia* unter jenen mit einsamigen Fächern des Stylargliedes, d. h. sie ist nicht unmittelbar an die vorangehenden Genera anzuschließen, sondern stellt einen hochgradig abgeleiteten Typus dar, der sich aber offenbar selbständig aus Erucaria- oder Rhynchosinapisartigen Formen gebildet hat.

147. **Fortuynia.**

Shuttleworth apud Boissier in Annales des sciences naturelles. Ser. 2. XVI. 1841. p. 379.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lineal. Staubfäden frei, einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine fast ringförmige, innen quer abgestutzte, außen offene, außen vor jedem längeren Staubblattpaar je eine schmal pyramidenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, an der Basis stielförmig verschmälert, Griffel kurz, Narbe ausgerandet. Frucht (Taf. X, Fig. 52 a) vom Rücken stark flachgedrückt, mit linealem, stielförmigem, zweiklappig aufspringendem, mit Scheidewand versehenen, aber samenlosem Valvarglied, deren Klappen einen kräftigen, gekielten Mittelnerv aufweisen, und fast kreisrundem, mit einem breiten Flügelrand umgebenen, in den kurzen Griffel rasch zugespitztem Stylarglied, dessen samentragender Teil ebenfalls durch eine Scheidewand der Länge nach zweifächerig ist. In jedem Fach des Stylargliedes ein von der Spitze herabhängender Same. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Ausdauernde Kräuter mit rutenförmigen Ästen und ganzrandigen, etwas fleischigen Blättern.

Fortuynia zeigt unter allen *Rapistrinae* die abweichendste Fruchtform. Das Valvarglied ist deutlich, besitzt sogar sich ablösende Klappen und ein Septum, ist aber im übrigen stielförmig und völlig samenlos; der Stylarteil gleicht ungefähr einer Frucht von *Peltaria,* hat einen breiten Flügelsaum, der aber in der Ebene des Septums (und nicht wie z. B. bei *Thlaspi* senkrecht darauf) gelegen ist. *Fortuynia* ist mit keiner der übrigen Gattungen der *Rapistrinae* in direkte Beziehungen zu bringen und stellt jedenfalls einen hochgradig abgeleiteten Typus dar, der sich vermutlich aus Rapistrumartigen Typen selbständig entwickelt hat. Mit den *Vellinae,* wohin Prantl (2) die Gattung stellt, hat sie nichts zu tun.

3. Subtribus: *Vellinae.*

De Candolle, Regni veget. systema naturale. II. 1821. p. 639 als Tribus der *Orthoploceae (Velleae)*; Hayek.

Die Frucht mit einem kugeligen oder flachgedrückten, zweiklappig aufspringenden, seltener geschlossen bleibenden, dem Klappenteil bei den *Brassicinae* entsprechendem unterem Gliede, welches einen flachgedrückten oder pfriemlichen, oft in den Griffel allmählich übergehenden, stets samenlosen Schnabel trägt, welcher dem Schnabel bei den *Brassicinae,* dem Stylarglied bei den *Raphaninae* homolog ist. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen.

Während die *Raphaninae* eine Weiterentwicklung der *Brassicinae* in der Richtung darstellen, daß der Fruchtschnabel an der Frucht immer mehr zum Hauptanteil der Frucht wird, während der Klappenteil sich immer mehr rückbildet und schließlich ganz rudimentär wird, stellen die *Vellinae* eine Weiterentwicklung nach anderer Richtung dar. Hier bleibt der Valvarteil der Frucht erhalten, wenn er sich auch verkürzt und aus der „Schote“ der *Brassicinae* ein „Schötchen“ wird; der bei *Brassica* noch konische, bei *Sinapis* häufig noch einen Samen bergende Schnabel hingegen wird zu einem schwertförmigen oder pfriemlichen Fortsatz an der Spitze der Frucht.

148. **Carrichtera.**

Adanson, Familles des plantes. II. 1762. p. 421.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, gelb, mit violetten Adern. Staubfäden frei, einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, ferner je eine schuppenförmige Drüse vor den langen Staubblattpaaren. Fruchtknoten sitzend, Griffel undeutlich, in den Fruchtschnabel übergehend. Frucht (Taf. X, Fig. 53a) zweiklappig aufspringend, kugelig, mit gewölbten, dreinervigen, konvexen Klappen. Scheidewand derb. Schnabel flach, breit, schwertförmig, rasch zugespitzt. In jedem Fruchtfach 2—4 hängende, schwach zusammengedrückte Samen. Keimblätter ausgerandet, rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Ästiges, einjähriges Kraut mit fiederspaltigen Blättern und hängenden Früchten. Mediterrangebiet.

Die Gattung *Carrichtera* schließt sich im Fruchtbau unmittelbar an *Eruca* an, von welcher Gattung sie sich im wesentlichen nur durch die stark verkürzte Frucht unterscheidet. Ein Vergleich beider Früchte zeigt ohne weiteres, daß der schwertförmige Fruchtfortsatz bei *Carrichtera,* den Prantl (2) als „Griffel“ bezeichnet, dem Fruchtschnabel von *Eruca* homolog ist.

149. **Vella.**

Linné, Species plantarum. Ed. 1. 1753. p. 641,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 289.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, gelb, oft mit violetten Adern. Die Staubfäden der längeren Staubblätter hoch hinauf paarweise miteinander verwachsen, die kürzeren frei. An der Basis der kurzen Staubblätter innen je eine fast nierenförmige, außen offene Honigdrüse, an der Außenseite der langen Staubblattpaare je eine kleine Drüse (Taf. X, Fig. 54b). Frucht (Taf. X, Fig. 54a) kugelig, zweiklappig aufspringend, mit gewölbten, längsnervigen Klappen und mit Scheidewand. Schnabel flach, länglich-zungenförmig. In jedem Fruchtfach je eine oder zwei hängende Samenknospen. Samen etwas zusammengedrückt, mit rinnig längsgefalteten Keimblättern und in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Reichästige Halbsträucher mit oft in Dornen endigenden Zweigen und am Grunde oft deckblätterigen Trauben. Spanien.

Unterscheidet sich von der zunächst verwandten Gattung *Carrichtera* nur durch die geringere Zahl von Samenknospen in jedem Fache und die paarweise miteinander verwachsenen längeren Staubblätter.

150. **Boleum.**

Desvaux in Journ. botan. III. 1813. p. 163. Tab. 26.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, gelb mit violetten Adern. Die längeren Staubblätter an der Basis paarweise miteinander verwachsen, die kürzeren frei. An der Innenseite des kurzen Staubblattes je eine nierenförmige Honigdrüse, ferner je eine kleine Drüse an der Außenseite jedes längeren Staubblattpaares. Frucht (Taf. X, Fig. 56a) kugelig, nicht aufspringend, zweifächerig, mit flachem, länglichem Schnabel und derber Fruchtwand, in jedem Fache ein hängender Same. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Reichästiger Halbstrauch mit ungeteilten oder fiederspaltigen Blättern. Spanien.

Ist von *Vella* nur durch die nicht aufspringenden Früchte verschieden und von dieser Gattung kaum generisch zu trennen.

151. **Succowia.**

Medicus in De Candolle, Regni veg. Systema nat.
II. 1821. p. 642.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, schmal, gelb. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine nierenförmige Honigdrüse, ferner je eine kleine Drüse vor jedem langen Staubblattpaar. Frucht (Taf. X, Fig. 56a) kugelig, schwach zweiknotig, zweifächerig, zweiklappig aufspringend, mit verlängert-kegelig-pfriemlichem, nur schwach zu-

sammengedrücktem Schnabel. In jedem Fruchtfach ein hängender Same. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjähriges, ästiges Kraut mit fiederspaltigen Blättern und verlängerten Fruchttrauben.

Steht den beiden vorigen Gattungen nahe, unterscheidet sich aber von denselben durch den pfriemlichen Schnabel und die freien medianen Staubblätter und ist wohl gleich jenen direkt von *Carrichtera* oder ähnlichen Formen abzuleiten.

152. Psychine.

Desfontaines, Flora atlantica. II. 1800. p. 69. Tab. 148.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde leicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, weiß mit violetten Adern. Staubfäden einfach, frei. Frucht (Taf. XI, Fig. 1a) schötchenförmig, im Umriß breit herzförmig. Klappen halbkugelig, derb, gekielt und am Rücken mit einem breiten, nach oben zu breiter werdenden Flügel versehen, die vorn quer abgeschnitten oder breit herzförmig ausgeschnitten sind. Fruchtschnabel lang, pfriemlich, schmal, zweischneidig. Septum mit unregelmäßig polygonalen Epidermiszellen. In dem Fruchtfach zahlreiche, fast kugelige Samen. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Einjähriges steifhaariges Kraut mit gezähnten Blättern und dickblätterigen Trauben. Nordafrika.

Der Fruchtbau von *Psychine* ist im wesentlichen derselbe wie der von *Carrichtera,* nur daß die Fruchtklappen bei *Psychine* am Rücken breit geflügelt sind.

153. Schouwia.

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 463.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, violett. Staubfäden frei, einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine große, innen seicht zweilappige Honigdrüse, ferner je eine kleine Drüse vor jedem langen Staubblattpaare. Frucht (Taf. XI, Fig. 2a) zweiklappig aufspringend, schötchenförmig, seitlich zusammengedrückt, mit schmaler Scheidewand, im Umriß breit oval, mit kahnförmigen, gekielten und rundum schmalgeflügelten Klappen. Stylarglied schwertförmig, ebenfalls seitlich[1]) zusammengedrückt. Samen zweireihig,

[1]) Das „seitlich" ist im Sinne der bei den Cruciferen üblichen Terminologie zu verstehen. Im Sinne der Stellung der Frucht zu der Abstammungsachse ist das median. Die angustisepten Früchte, die gewöhnlich als von der Seite zusammengedrückt bezeichnet werden, sind eigentlich vom Rücken her flachgedrückt, die latisepten, vom „Rücken her zusammengedrückten" Früchte aber seitlich zusammengedrückt. Nachdem aber diese von den wirklichen Verhältnissen gerade diametral abweichende Terminologie bei den Cruciferen sich einmal allgemein eingebürgert hat, ist es am besten, dabei zu bleiben.

ungeflügelt. Keimblätter rinnig längsgefaltet mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend. Einjährige, kahle Kräuter mit stengelumfassenden Blättern. Arabien.

Steht der vorigen Gattung am nächsten und weicht von derselben hauptsächlich durch noch stärkere Kompression der Früchte, die auch auf den Schnabel übergreift, ab.

4. Subtribus: *Savignyinae.*

Cosson, Comp. Florae atlant. II. 1887. p. 280.

Frucht mit flachgedrücktem, zweiklappig aufspringendem Valvarglied und kleinem, flachem, samenlosem Schnabel. Samen flachgedrückt, breit, häutig geflügelt, Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Mediane Honigdrüsen fehlend.

In dieser Gruppe fasse ich die drei Genera *Euzomodendron, Henophyton* und *Savignya* zusammen, auf deren nahe Verwandtschaft untereinander wohl zuerst Pomel (2) hingewiesen hat. Alle Autoren haben diese Genera bisher zu den *Brassiceae* gestellt, nur Prantl (2) vereinigt sie mit der folgenden Subtribus und weist ihr, hauptsächlich wegen der fehlenden medianen Honigdrüsen, einen Platz unter den *Hesperideae* an, meiner Ansicht nach mit Unrecht. Denn das Septum weist bei diesen Gattungen keineswegs eine Epidermis auf wie bei den *Alysseae,* nämlich zahlreiche parallele Teilungswände in den einzelnen Zellen (Taf. IX, Fig. 35 c, Taf. X, Fig. 2 c, 11 c und 15 c), wenn auch die einzelnen Zellen eine Tendenz zu querer Streckung und paralleler Richtung zeigen (Taf. XI, Fig. 6 c). Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die *Savignyiinae* von sinapis- und erucaartigen Typen durch stärkere Kompression der Frucht und Abort der medianen Honigdrüsen abzuleiten seien.

154. **Euzomodendron.**

Cosson, Notes sur pl. d'Espagne. 1852. p. 144.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, hell lila mit dunkleren Adern. Staubfäden einfach, die der längeren Staubblattpaare paarweise untereinander verwachsen. An der Basis der kurzen Staubblätter eine hufeisenförmige, außen offene Honigdrüse (Taf. XI, Fig. 3 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel undeutlich, Narbe kurz zweilappig. Frucht (Taf. XI, Fig. 3 a) eine vom Rücken zusammengedrückte, zweiklappig aufspringende Schote mit kurzem, flachem, samenlosem Schnabel. Fruchtklappen flach, mit drei kräftigen Längsnerven. Oberhautzellen der Epidermis unregelmäßig polygonal. Samen flach, breit flügelig berandet. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche konnte ich nicht nachweisen. Haare fehlend. Ästiger Halbstrauch mit fiederspaltigen Blättern. Spanien.

Euzomodendron wird von Prantl (2) zu den *Moricandiinae* gestellt, doch gehört die Gattung nach Frucht und Samenbau der Honigdrüsen zu den *Brassicinae,* innerhalb deren sie wegen der verwachsenen Staubfäden und der breit geflügelten Samen einen sehr abgeleiteten Typus darstellt; am nächsten steht sie noch den Gattungen *Sinapis* und *Eruca.*

155. **Henophyton.**

Cosson et Durieu in Bullet. soc. bot. de France. II. 1858. p. 246.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, violett. Staubfäden frei, einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine kleine Honigdrüse, mediane fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe zweilappig. Frucht (Taf. XI, Fig. 4a) eine zweiklappig aufspringende, lineale, flache Schote; Klappen derselben flach, mit Mittelnerv und netzaderig, fast bis zur Spitze der Frucht reichend und nur einen kurzen, einem verdickten Griffel ähnlichen Fortsatz freilassend. Septum zart, mit quergestreckten, untereinander parallelen Teilungswänden. Samen einreihig, flach, geflügelt. Keimblätter längsgefaltet, mit in der Furche liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Halbsträucher mit fleischigen, ungeteilten Blättern. Algier.

156. **Savygnia.**

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 238.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter klein, blaßrosenrot. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je zwei große Honigdrüsen (Taf. XI, Fig. 5b), die oft miteinander verschmelzen. Fruchtknoten auf langem Stielchen, mit deutlichem Griffel. Frucht auf 2—4 mm langem Gynophor, im Umriß länglich oval bis breit eiförmig, mit pfriemlichem, etwas flachgedrücktem, 3—4 mm langem Griffel, vom Rücken her flachgedrückt, mit dünnen, schwach geaderten, flachen Klappen. Septum zart, mit lockerem Fasernetz und zahlreiche parallele Teilungswände aufweisenden Epidermiszellen. Samen in jedem Fache zahlreich, flachgedrückt, breit häutig geflügelt. Keimblätter rinnig längsgefaltet, mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare einfach. Klebrige, fast kahle Kräuter mit ungeteilten oder fiederlappigen Blättern. Mittelmeergebiet.

Savignya nimmt wegen des mit einem Gynophor versehenen Fruchtknotens innerhalb der *Savignyiinae* eine isolierte Stellung ein, steht aber in den übrigen Merkmalen der Gattung *Henophyton* sehr nahe. Jedenfalls ist die Ausbildung eines Gynophors bei dieser in allen übrigen Merkmalen hochgradig abgeleiteten Gattung ähnlich wie z. B. bei *Lunaria* nicht als ein ursprüngliches, sondern als ein neuerworbenes (vielleicht Rückschlags-) Merkmal aufzufassen.

5. Subtribus: *Moricandiinae.*

(Prantl in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. 1890. p. 155, als Subtribus der *Hesperideae* z. T.)

Hayek, Fl. Steierm. I. 1909. p. 547.

Frucht eine stielrunde oder 4—8kantige Schote, seltener fast schötchenförmig, mit undeutlichem Schnabel. Seitliche Honigdrüsen vorhanden, mediane fehlend. Längsfaltung der Keimblätter oft undeutlich.

Daß die in dieser Tribus zusammengefaßten Genera *Moricandia, Conringia, Chalcanthus, Syrenopsis* und *Orychophragmus* untereinander nahe verwandt sind, ist wohl zweifellos. Der analoge Fruchtbau, die gleiche Ausbildung der Honigdrüsen, die angedeutete bis ausgesprochene Orthoplocie der Samen und, last not least, der übereinstimmende Habitus, sprechen ganz entschieden dafür. Großen Schwierigkeiten hingegen begegnet die richtige systematische Einordnung der Gruppe.

Die alten Autoren, die auf den Samenbau das größte Gewicht legten, stellten *Orychophragmus* und *Moricandia* zu den *Brassiceae*, während die mit *Moricandia* so nah verwandte Gattung *Conringia* meist mit *Erysimum* vereint wurde; *Syrenopsis* wurde zu den *Thlaspideae* gestellt, die Gattungen also weit auseinandergerissen. Prantl (2) faßt die ihm näher bekannten Gattungen *Conringia, Moricandia* und *Orychophragmus* mit den von mir zu den *Savignyiinae* gestellten Gattungen *Henophyton* und *Enzomodendron* in eine Subtribus zusammen, die er zu den *Hesperideae* stellt. Für diese Auffassung spricht das Vorhandensein bloß medianer Honigdrüsen und nach Prantl auch der Bau der Epidermiszellen des Septums. Letzteres ist aber nicht richtig. Bei den *Hesperideae* Prantls (welche meinen *Alysseae* entsprechen) sind alle Epidermiszellen mit zahlreichen parallelen Teilungswänden versehen (vergl. Taf. IX, Fig. 35c; Taf. X, Fig. 2c, 11c, 15c), bei den *Moricandiinae* läßt sich höchstens bei *Conringia* (Taf. XI, Fig. 7c) eine äußerliche Ähnlichkeit mit diesem Verhalten nachweisen, indem hier die Epidermiszellen wenigstens alle quergestreckt und untereinander parallel sind, bei den anderen Gattungen aber (Taf. XI, Fig. 8c, 9c) läßt sich auch diese Parallelstellung kaum mehr andeutungsweise nachweisen. Immerhin hat es etwas verlockendes für sich, an eine Entwicklungsreihe *Hesperis-Chalcanthus-Conringia-Moricandia* zu denken, und ich war selbst lange im Zweifel, ob nicht doch an eine Ableitung der *Moricandiinae* von den *Hesperidinae* denkbar wäre. Gegen eine solche Auffassung spricht aber überdies noch das abweichende Verhalten der Myrosinzellen in beiden Gruppen — die *Hesperideae* gehören zu den Endo-Idioblastae, die *Moricandiinae* zu den Exo-Idioblastae —, so daß auch dies gegen eine nahe Verwandtschaft beider Gruppen spricht.

Andrerseits sind auch deutliche Beziehungen der *Moricandiinae* zu den *Brassiceae* vorhanden. Besonders Solms-Laubach (4) war es, der in letzter Zeit den Gedanken ausgesprochen hat, daß Conringiaartige Formen die Anfangsglieder der Brassiceenreihe

darstellen. Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschließen. So leicht es denkbar ist, daß sich die orthoplocen Samen der *Brassiceae* aus solchen mit bloß schwach konkaven Keimblättern wie bei *Conringia* herausgebildet haben, so spricht doch das Verhalten der Honigdrüsen entschieden gegen diese Annahme. Bei den *Brassiceae* sind mediane Honigdrüsen immer vorhanden, bei den *Moricandiinae* fehlen sie stets. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß eine Gruppe mit medianen Drüsen aus einer ohne solche sich entwickelt habe; wir finden bei den Cruciferen bei fortschreitender Entwicklung stets eine Reduktion der Nektardrüsen, niemals aber eine Neubildung von solchen.

Den Schlüssel zur phylogenetischen Ableitung der *Moricandiinae* bietet m. E. die Gattung *Ammosperma*. *Ammosperma teretifolium* gehört zweifellos zu den *Brassicinae*, wenn auch die Längsfaltung der Kotyledonen nicht so ausgesprochen ist wie bei den übrigen *Brassicinae;* bei *A. cinereum*, das im übrigen mit *A. teretifolium* vollkommen übereinstimmt, fehlen die medianen Drüsen, ebenso wie bei *Conringia, Moricandia* etc. Es scheint mir daher sehr wahrscheinlich, daß wir in den *Moricandiinae* nicht eine Stammform der *Brassicinae* suchen dürfen, sondern daß sie einen von den ältesten Formen der *Brassicinae*, wie eine solche uns *Ammosperma* darstellt, abgeleiteten Seitenzweig der *Brassiceae* bilden.

157. **Conringia.**

Persoon, Synopsis. II. 1807. p. 206.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, blaßgelb, mitunter rot geadert. Staubfäden frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, außen offene Honigdrüse (Taf. XI, Fig. 7b), oder beiderseits am Grund derselben je eine kleine Drüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe gestutzt, nicht oder undeutlich zweilappig. Frucht (Taf. XI, Fig. 7a) eine zweiklappig aufspringende, am Querschnitt stielrunde, vier- oder achtkantige, seltener flache, verlängerte Schote; Klappen derselben flach oder gewölbt, von einem Mittel- und oft auch von zwei Seitennerven durchzogen. Septum ohne Fasern, ihre Epidermiszellen quergestreckt und untereinander parallel (Taf. XI, Fig. 7c). Samen kugelig, einreihig. Keimblätter flach oder gegen das Würzelchen schwach konkav. Keimling rückenwurzelig. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Kahle, oft bereifte Kräuter mit ganzrandigen, stengelumfassenden Blättern.

Die Gattung *Conringia* enthält in dieser Fassung sechs Arten, nämlich *C. orientalis*, *C. austriaca*, *C. grandiflora*, *C. clavata*, *C. persica* und *C. planisiliqua* und stellt somit keineswegs mehr ein „Genus habitu naturalissimum, sed charecteribus nullis vel decipientibus“ dar, wie sie Bentham und Hooker (1) nennen. Wir stehen eben heute in der Systematik der Cruciferen weiter als vor 40 Jahren und beschränken uns nicht mehr wie damals auf die Samenbau und der Fruchtform entnommene Merkmale, sondern

ziehen auch den Bau der Honigdrüsen, anatomische Merkmale und selbst die vegetativen Organe in Betracht und gelangen so zu einer in abgekürzter Form etwa folgendermaßen lautenden Gattungsdiagnose: Staubfäden frei, nur laterale Honigdrüsen. Frucht eine zweiklappig aufspringende Schote. Epidermiszellen des Septums quergestreckt, untereinander parallel. Samen einreihig, kugelig, notorhiz. Myrosinschläuche im Mesophyll. Kahle Kräuter mit stengelumfassenden Blättern. Bei dieser Fassung der Gattung ist ihre Einreihung ins System ohne Schwierigkeiten, sie zeigt deutlich Beziehungen zu *Ammosperma* einerseits, zu *Moricandia*, die sich im wesentlichen nur durch die orthoploce Keimlingslage unterscheidet, andrerseits. Hingegen muß *Conringia alpina* Pers. (*Brassica alpina* L., *Arabis brassicaeformis* Wallr., *Arabis pauciflora* Garcke), welche Solms (3) bei seiner eingehenden Besprechung der Gattung mit in den Kreis seiner Betrachtungen zieht, aus der Gattung ausgeschieden werden; sie erweist sich auf Grund des Baues der Honigdrüsen als unzweifelhaft als zu *Arabis* gehörig.

Die alten Autoren konnten selbst zwischen *Erysimum* und *Conringia* keinen wesentlichen Unterschied finden, doch bestehen zwischen beiden Gattungen überhaupt keine verwandtschaftlichen Beziehungen, sowohl der Bau der Honigdrüsen als die Verteilung der Myrosinschläuche ist bei beiden Gattungen ein ganz anderer, und überdies ist *Erysimum* durch die zweispitzen Trichome gut charakterisiert.

Beck (1, 2) hat auf Grund der dreinervigen Fruchtklappen *Conringia austriaca* als eigene Gattung *Goniolobium* von *Conringia orientalis* abgetrennt. Die Aufstellung einer Gattung auf ein so unwesentliches Merkmal hin ist gewiß nicht gerechtfertigt, ist aber dadurch zu erklären, daß man damals *Sisymbrium* von *Erysimum* auch nicht durch ein wesentlicheres Merkmal zu trennen wußte. Heute wissen wir, daß diese beiden Gattungen auch durch den Bau der Honigdrüsen und die Trichome sich voneinander unterscheiden, während zwischen *Goniolobium* und *Conringia* tatsächlich nur durch drei- bez. einnervige Fruchtklappen verschieden sind.

158. **Syrenopsis.**

Jaubert et Spach, Illustr. plant. orient. III. T. 3. 1842. p. 6.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter genagelt, weiß. Staubfäden frei, einfach. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine hufeisenförmige, nach außen offene Honigdrüse (Taf. XI, Fig. 8 b), mediane Drüsen fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe klein, über den Plazenten schwach verlängert. Frucht (Taf. XI, Fig. 8 a) ein zweiklappig aufspringendes Schötchen mit kahnförmig gewölbten und gekielten Klappen, am Querschnitt fast quadratisch, die Scheidewand in der etwas schmäleren Diagonale. Scheidewand ohne Fasern, ihre Epidermiszellen unregelmäßig polygonal, die Mehrzahl derselben

quergestreckt und untereinander parallel. Fruchtfächer viersamig; Samen rundlich, Keimblätter flach, Keimling verschoben rückenwurzelig. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Kahle Kräuter mit stengelumfassenden Blättern. Kleinasien.

Syrenopsis, welche Prantl in seinem System nicht unterzubringen wußte, findet im ganzen Cruciferensystem seinen Anschluß am natürlichsten noch bei *Conringia*, mit welcher Gattung sie im Habitus und in zahlreichen Merkmalen übereinstimmt. Die Frucht ist ein Schötchen, das ebensogut als latisept wie als angustisept bezeichnet werden kann, der Durchmesser, in dem das Septum steht, ist kaum kleiner als der andere. Für wichtiger halte ich den Umstand, daß die Epidermis des Septums nicht den regelmäßigen Bau zeigt wie bei *Conringia*, doch zeigen die Epidermiszellen immerhin eine deutliche Tendenz zur Querstreckung und Parallelstellung.

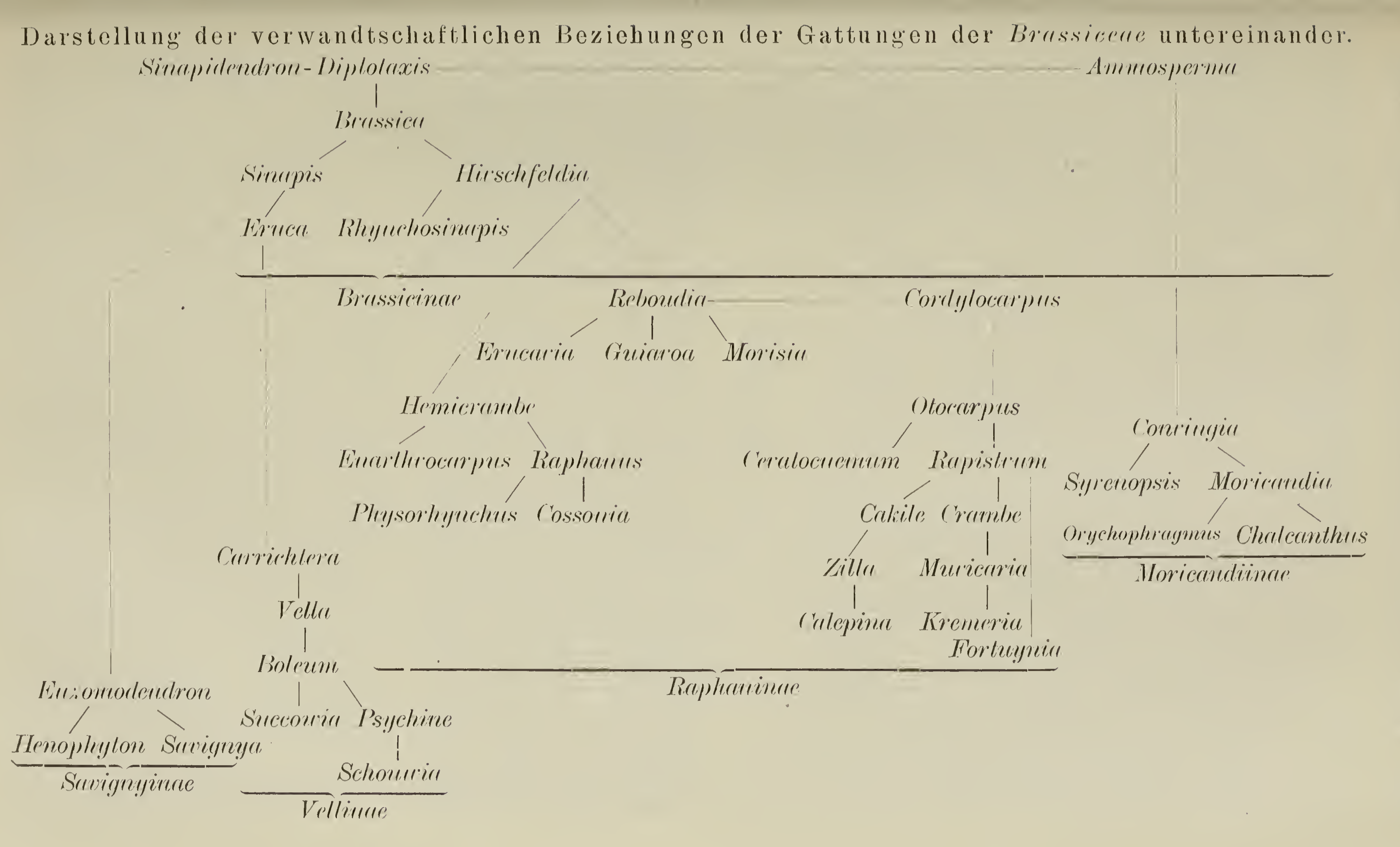
159. **Moricandia.**

De Candolle, Regni veget. Systema nat. II. 1821. p. 626, incl. *Douepla* Cambess. in Jacquem. Voy. Bot. 18. T. 18.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt Kronblätter lang genagelt, violett. Staubfäden frei, einfach. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine quer ovale oder halbmondförmige, nach außen konkave Honigdrüse (Taf. XI, Fig. 6b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe tief zweilappig. Frucht (Taf. XI, Fig. 6a) eine zweiklappig aufspringende lineale Schote mit nicht ganz bis zur Spitze reichenden, flachen, ein- bis mehrnervigen Klappen. Scheidewand mit oder ohne Fasern, ihre Epidermiszellen polygonal, im wesentlichen viereckig und untereinander parallel. Samen ein- bis zweireihig, flach, meist geflügelt. Keimblätter längsgefaltet, mit in der Furche liegendem Würzelchen. Myrosinschläuche im Mesophyll. Haare fehlend. Kahle Kräuter oder Halbsträucher.

Moricandia stimmt mit *Conringia* in zahlreichen wesentlichen Merkmalen, besonders im Blütenbau, Bau der Honigdrüsen, Verteilung der Myrosinschläuche und endlich auch in der Mehrzahl der Arten auch im Habitus so überein, daß ich mich der Ansicht Prantls (2), daß beide Genera miteinander nahe verwandt seien, vollkommen anschließe. Doch darf nicht geleugnet werden, daß im Samenbau beide Gattungen weit differieren, und daß zwischen dem Keimling mit flachen oder höchstens schwach konkaven Kotyledonen mit aufliegendem Würzelchen bei *Conringia* und dem typisch orthoplocen Embryo von *Moricandia* noch „eine weite Kluft klafft". Doch wissen wir heute, daß dem Samenbau lange nicht der hohe systematische Wert zukommt, wie man lange Zeit annahm, und daß selbst in Gruppen, deren Gattungen der weitaus größten Zahl nach dieselbe Keimlingslage aufweisen, sich Ausnahmen finden wie z. B. *Erucaria* unter den *Brassiceae*. Haben doch gerade Solms eigene Untersuchungen erwiesen, wie großen Schwankungen oft die Embryolage unterworfen ist.

Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen der *Brassiceae* untereinander.



160. Orychophragmus.

Bunge, Enum. pl. Chinae bor. 1831. p. 7.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter violett, genagelt. Staubfäden frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine außen offene, hufeisenförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe tief zweilappig. Frucht eine verlängert lineale, zweiklappig aufspringende, vierkantige Schote mit nicht ganz bis zur Spitze reichenden gekielten Klappen. Septum mit polygonalen, etwas quergestreckten und untereinander parallelen Epidermiszellen. Samen einreihig, flach, nicht geflügelt. Keimblätter längsgefaltet mit in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinzellen anscheinend im Mesophyll, doch konnte ich sie nicht mit Sicherheit nachweisen. Haare fehlend. Kahles, aufrechtes Kraut mit geöhrten Stengelblättern und leierförmigen Grundblättern. Nordchina.

Scheint von *Moricandia* nur durch das unwesentliche Merkmal der gekielten Fruchtklappen verschieden, doch wage ich es nicht, bei dem unzureichenden Material, was ich von dieser Gattung sah, sie mit voriger zu vereinigen.

161. Chalcanthus.

Boissier, Flora orientalis. I. 1867. p. 211.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter lineallänglich, purpurn. Staubfäden einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine hufeisenförmige, außen eingebuchtete, innen offene Honigdrüse (Taf. XI, Fig. 9a). Frucht eine lang lineale, zweiklappig aufspringende Schote mit gewölbten längsnervigen Klappen. Griffel seicht zweilappig. Epidermiszellen der Scheidewandpolygonale etwas quergestreckt und annähernd parallel (Taf. XI, Fig. 9b). Samen einreihig, Keimling unbekannt. Myrosinzellen nicht nachweisbar. Haare fehlend. Ausdauernde Pflanzen mit kahlen, stengelumfassenden Blättern. Persien.

5. Tribus: Lepidieae.

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 151; erw. Hayek, Flora v. Steiermark. I. 1909. p. 523.

Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine meist kleine Honigdrüse, überdies mitunter eine Drüse außen vor jedem längeren Staubblattpaar. Honigdrüsen fast stets frei und meist klein. Frucht ein zweiklappig aufspringendes, selten geschlossen bleibendes, von der Seite (d. i. median) zusammengedrücktes Schötchen mit schmaler Scheidewand, die nur sehr selten fehlt. Keimblätter flach oder über der Ursprungsstelle quer geknickt. Narbe zweilappig, über den Plazenten verbreitert. Haare einfach, seltener ästig.

Diese Gruppe umfaßt die weitaus größte Mehrzahl der mit angustisepten Schötchen versehenen Früchte. Ich halte es für

ziemlich sicher, daß die Mehrzahl der in dieser Gruppe zusammengefaßten Genera, als deren artenreichste *Lepidium, Biscutella, Thlaspi, Iberis, Capsella* genannt seien, tatsächlich nahe untereinander verwandt sind. Freilich ist das mehr Sache des systematischen Gefühles, als daß es sich so ohne weiteres erweisen ließe. Wir haben angustisepte Früchte bisher bei den *Arabideae (Isatis* etc.) und *Brassiceae (Psychine, Schouwia)* gefunden und werden auch bei den *Schizopetaleae* (*Synthlipsis, Notothlaspi)* und *Heliophileae (Brachycarpaea)* solchen begegnen. So gut nun innerhalb dieser Formenkreise sich die Früchte bei einzelnen abgeleiteten Formen zu angustisepten Schötchen ausbilden konnten, wäre es ja auch denkbar, daß die Gattungen der *Lepidieae* von den verschiedenartigsten latisepten Formen sich ableiten ließen. Die *Capsellinae* z. B. könnten als eine angustisepte Parallelreihe zu den *Alyssinae*, die *Lepidiinae* als eine solche der *Arabidinae* betrachtet werden. Doch spricht auch gar manches wieder gegen eine solche Auffassung. Vor allem die Schwierigkeit der Ableitung aller der einzelnen Subtribus von latisepten Formen. Denn die scheinbare Verwandtschaft der *Capsellinae* mit den *Alyssinae* ist keine gar so nahe; die Verteilung der Myrosinzellen, die Form der Epidermiszellen des Septums ist eine ganz andere. Noch schwieriger wären die *Lepidiinae* von den *Arabidinae* abzuleiten. Und die *Thlaspidinae* und *Iberidinae* sind doch wohl nur wieder mit den *Lepidiinae* in Zusammenhang zu bringen.

Andrerseits gibt es eine Gruppe von gewiß hohem phylogenetischen Alter, die sich nur direkt von den *Thelypodieae* ableiten läßt, bei der aber angustisepte Früchte von noch viel komplizierterem Bau als bei den *Lepideae* von Anfang an auftreten, das ist die Tribus der *Cremolobeae.* Und so gut sich in uralter Zeit diese Gruppe von den *Thelypodieae* abzweigen konnte, können wir auch annehmen, daß irgendwo aus der Gruppe der *Arabideae,* sei es von den *Sisymbriinae, Cardaminae* oder *Arabidinae,* Formen abzweigten, die nicht nur gleich den Isatisarten angustisepte Früchte trugen, sondern gleichzeitig eine starke Reduktion der Honigdrüsen unter Anpassung an Bestäubung durch Fliegen und andere kurzrüsselige Insekten, wie sie die meisten *Lepideae* zeigen, aufweisen. Denn bei den Cruciferen sind die ältesten Typen, die von den Capparidaceen abzuleiten sind, wie *Stanleya, Warea,* in Bezug auf die Bestäubungseinrichtungen schon hochgradig spezialisiert, sie sie sind Schmetterlings-, vielleicht gar Vogelblumen, und erst die jüngeren Formen zeigen gleichzeitig mit der Ausbreitung in kühleren Klimata eine Anpassung an Hymenopteren und selbst Dipteren.

Von einer solchen gemeinsamen Stammform mit schon reduzierten, aber noch in der Sechszahl vorhandenen Honigdrüsen, und angustisepten, aber vielleicht noch wie bei *Andrzeiowskia* langgestreckten Früchten dürften die *Lepidiinae* abzuleiten sein. Die *Thlaspidinae* und *Capsellinae* sind wohl ebenfalls gleichen Ursprungs, und nur die *Iberidinae* sind vielleicht direkt von den *Lepidiinae* abzuleiten.

1. Subtribus: *Lepidiinae.*

(Prantl in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. 1890. p. 154 als Subtribus der *Sinapeae*)
Hayek, Flora v. Steiermark. I. 1909. p. 529, mut. char.

Frucht ein zweiklappig aufspringendes, selten geschlossen bleibendes Schötchen mit schmaler Scheidewand. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine Honigdrüse, ferner je eine Drüse außen vor jedem langen Staubblattpaare. Keimblätter über der Ursprungsstelle quer geknickt oder umgebogen, mit dem Rücken oder an der Seite anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen chlorophyllfrei, an das Leptom der Gefäßbündel gebunden, daneben mitunter auch im Mesophyll vorhanden.

162. **Andrzeiowskia.**

Reichenbach, Plantae crit. I. 1837. T. 13. p. 15.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, klein, weiß. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter sowie außen vor jedem längeren Staubblattpaar je eine dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, konisch, mit kleiner kopfiger Narbe. Frucht kaum aufspringend, keilig-länglich, vierkantig, mehrsamig. Klappen dick, am Rückennerv gekielt, vorn mit einem länglich dreieckigen Flügel. Griffel bleibend, etwa so lang wie die Fruchtflügel. Samen wenige, kugelig. Keimblätter flach (?), mit dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen konnte ich nicht nachweisen. Haare fehlend. Kahles einjähriges Kraut mit fiederteiligen, geöhrlten Blättern. Westasien und Südrußland.

Diese auffallende Pflanze wurde wegen ihrer schmalen langen Früchte bisher allgemein zu den „*Siliquosae*“ und zwar meist in die Nähe von *Cardamine* gestellt, mit welcher Gattung sie auch eine nicht zu leugnende habituelle Ähnlichkeit hat. Meiner Ansicht nach aber hat die Pflanze mit *Cardamine* und den verwandten Gattungen absolut nichts zu tun. Die Frucht von *Andrzeiowskia* ist nichts anderes als ein in die Länge gestrecktes Lepidium- oder Thlaspischötchen. Während unter den *Arabideae Andrzeiowskia* nirgends einen natürlichen Anschluß findet, hat sie unter den *Lepidieae,* die den gleichen Fruchtbau zeigen, ihren natürlichen Platz. Freilich darf bei der Beurteilung der Fruchtform nicht das sehr unwesentliche Verhältnis der Länge derselben zur Breite, das ja oft innerhalb derselben Gattung großen Schwankungen unterworfen ist (z. B. bei *Roripa* und *Stenopetalum),* maßgebend sein. Ausschlaggebend ist vielmehr das schmale Septum, die gekielten, vorn geflügelten Klappen und die tiefe Ausrandung an der Spitze, ein Fruchttypus, der weder bei den Arabideen noch bei den Alysseen, sondern fast nur bei den Lepidieen vorkommt.

Innerhalb der *Lepidieae* findet *Andrzeiowskia* wenigstens vorläufig auf Grund der vorhandenen medianen Honigdrüsen bei den *Lepidiinae* ihren Platz und zwar in der Nähe von *Lepidium,* mit

deren einigen Arten sie mindestens eine ebenso große habituelle Ähnlichkeit aufweist wie mit *Cardamine.* Leider konnte es mir wegen der außerordentlich dünnen Blätter nicht gelingen, am Herbarmaterial die Myrosinzellen aufzufinden, sowie mir auch nicht völlig reife Samen vorlagen, an denen ich die quere Knickung der Keimblätter einwandfrei konstatieren konnte.

Innerhalb der *Lepidiinae* muß *Andrzeiowskia* wegen der mehrsamigen Früchte als ziemlich alte Form betrachtet werden. Wahrscheinlich steht sie in jenen Übergangsformen zwischen *Arabideae* und *Lepideae,* von denen letztere abzuleiten sind, die aber heute nicht mehr existieren oder zum mindesten unbekannt sind, nahe.

163. **Lepidium.**

Linné, Species plantarum. Ed. 1. 1753. p. 643,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 291.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, klein, weiß, mitunter fehlend. Staubfäden einfach, frei, mitunter die seitlichen fehlend oder die medianen nur einfach. An beiden Seiten der kurzen Staubblätter und an der Außenseite jedes längeren Staubblattpaares je eine dreieckige Honigdrüse (Taf. XI, Fig. 12b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz bis verlängert. Narbe gestutzt bis kopfig, seicht zweilappig. Schötchen (Taf. XI, Fig. 12a) meist aufspringend, kreisrund bis eiförmig oder verkehrteiförmig, mehr oder minder von der Seite flachgedrückt mit schmaler Scheidewand, an der Spitze (meist seicht) ausgerandet und gewöhnlich schmal geflügelt. In jedem Fach ein hängender Same. Keimblätter über der Insertion quer geknickt, mit dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach.

Verschieden gestaltete krautige Pflanzen mit meist fiederteiligen Blättern. Gemäßigte und subtropische Gebiete sowie Gebirge der Tropen beider Hemisphären.

Nach Ausschluß der Gattung *Cardaria* gliedert sich die Gattung nach Thellung in folgende vier Sektionen:

1. *Lepia* (Desr.) DC.
2. *Lepiocardamon* Thell.
3. *Cardamon* DC.
4. *Nasturtioides* (Med.) Thell.

164. **Stroganowia.**

Karelin et Kirilow in Bull. de la soc. d. natur. Moscou.
1841. p. 386.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter klein, kurz genagelt, weiß. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, außen gegen die langen Staubblätter einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse, ferner je eine dreieckige Honigdrüse außen zwischen den langen Staubblättern (Taf. XI, Fig. 10b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe zweilappig. Frucht (Taf. XI, Fig. 10a) breit verkehrt-

eiförmig, gedunsen, mit schmaler Scheidewand, die Klappen kahnförmig, am Mittelnerv leicht gekielt. Epidermiszellen des Septums polygonal. In jedem Fruchtfach ein großer hängender Same. Keimblätter oberhalb der Insertion quer gefaltet, mit dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen an die Gefäßbündel gebunden. Haare fehlend. Ausdauernde Pflanze mit kahlen, lederartigen, längsnervigen Blättern. Nördliches Zentralasien.

Obwohl schon eine ziemlich hochgradig spezialisierte Form, nimmt *Stroganowia* wegen der noch ziemlich großen Honigdrüsen und der kaum gekielten Klappen eine ziemlich ursprüngliche Stellung ein. Übrigens steht die Gattung einigen heute zu *Lepidium* gestellten Arten, wie *L. Krilowii* Trautv. und *L. coronopifolium* Fisch. sehr nahe, wie Thellung (1) hervorhebt.

165. Hymenophysa.

C. A. Meyer in Ledebour, Flora altaica. III. 1831. p. 180.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, klein, weiß. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, gegen die langen Staubblätter hin einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse, ferner eine kleine Drüse außen vor jedem längeren Staubblattpaar. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe seicht zweilappig. Frucht (Taf. XI, Fig. 11 a) nicht aufspringend, breit verkehrt-eiförmig bis fast kugelig, etwas aufgeblasen. Klappen nervenlos, stark konkav. Scheidewand zart, meist unterbrochen. In jedem Fach 1—2 hängende Samen. Keimblätter gleich über der Ursprungsstelle quer geknickt, mit dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen an den Gefäßbündeln; ob auch im Mesophyll, konnte ich nicht nachweisen. Haare einfach. Ausdauernde Pflanzen mit ungeteilten Blättern, ganz vom Habitus von *Cardaria*. Zentralasien.

Nähert sich in der Fruchtform der vorigen, im Habitus der folgenden Gattung. Schon Baillon (1) vermutet die nahe Verwandtschaft dieser Gattung mit *Lepidium*. Nach Prantl (2) wäre aber der Keimling abweichend geformt, eine Angabe, die schon von Thellung (1) widerlegt wird.

166. Cardaria.

Desvaux in Journ. bot. III. 1813. p. 163.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, klein, weiß. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, außen gegen die langen Staubblätter einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse, ferner je eine dreieckige Honigdrüse außen vor jedem längeren Staubblattpaare (Taf. XI, Fig. 10 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel lang, Narbe seicht zweilappig. Frucht (Taf. XI, Fig. 13 a) breit herzförmig bis eiförmig, gegen die Spitze verschmälert, am Grunde ausgerandet oder gestutzt, durch die gedunsenen Fächer zweiknotig,

nicht aufspringend, in jedem Fruchtfach eine, selten zwei hängende Samen. Keimblätter gleich über der Ursprungsstelle quer geknickt, mit dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen an den Gefäßbündeln, nach Schweidler (1) auch im Mesophyll, was ich nicht nachweisen konnte. Haare einfach. Ausdauernde Pflanze mit ungeteilten Blättern. Asien und Europa.

Die Sektion *Cardaria* steht in der Gattung *Lepidium* in Bezug auf die Fruchtform ganz isoliert. Da sie überdies auch noch in Bezug auf die Verteilung der Myrosinzellen ein abweichendes Verhalten zeigen soll, halte ich ihre generische Abtrennung für vollkommen gerechtfertigt. Auch der Monograph der Gattung *Lepidium*, Thellung, hält eine solche Trennung für gerechtfertigt.

Die Gattung *Physolepidium* Schrenck, die sich von *Cardaria* durch viersamige Früchte unterscheiden soll, wird von Thellung (1) von *Cardaria Draba* nicht einmal als Art getrennt.

167. Coronopus.

Cramer, Disp. syst. plant. 1803. p. 12.

Kelchblätter abstehend, die seitlichen mitunter etwas gesackt. Kronblätter klein oder fehlend. Staubfäden einfach, frei, die seitlichen oft fehlend, die medianen mitunter einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter und außen vor jedem längeren Staubblattpaare je eine pyramidenförmige Honigdrüse; wenn die seitlichen Staubblätter fehlen, fehlen auch die seitlichen Drüsen, sind überdies die medianen Staubblätter einfach, stehen seitlich von jedem Staubblatt zwei kleine Drüsen. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe kopfig. Frucht (Taf. XI, Fig. 15a) zweiknotig, nicht aufspringend oder die Samen von den Klappen eng umschlossen, mit schmalem Septum. Klappen fast kugelig, unregelmäßig höckerig, mit dicker Wandung. In jedem Fruchtfach ein hängender Same. Keimblätter oberhalb der Insertion quer geknickt, mit dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen an die Leitbündel gebunden. Haare einfach. Ausgebreitet niederliegende Kräuter mit fiederteiligen Blättern. Wärmere Gebiete der alten und neuen Welt.

168. Stubendorffia.

Schrenk in Linnaea. XVIII. 1844. p. 218.

Blüten unbekannt. Schötchen (Taf. XI, Fig. 14a) von der Seite flachgedrückt, kaum aufspringend, verkehrtei- bis verkehrtherzförmig. Die Klappen kahnförmig, am Rücken breit geflügelt, netzaderig. In jedem Fach ein hängender Same, der oft in einem Fache fehlschlägt. Keimblätter lang, quer geknickt, mit dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen an die Gefäßbündel gebunden. Haare fehlend. Aufrechte ausdauernde Pflanze mit kahlen, stengelumfassenden Blättern und hängenden Früchten. Songarei.

Ist trotz des an *Isatis* erinnernden Habitus auf Grund des Frucht- und Samenbaues eine zweifellose Lepidiine, soweit sich dies ohne Kenntnis der Blüten mit Sicherheit sagen läßt.

169. Biscutella.

Linné, Genera plant. Ed. 5. 1754. p. 294.

Kelchblätter aufrecht oder abstehend, die seitlichen am Grunde oft gesackt. Kronblätter lang genagelt, gelb. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine verschiedengestaltete Honigdrüse, die mitunter paarweise miteinander vereint sind, ferner je eine selten fehlende Drüse außen vor jedem längeren Staubblattpaar. Fruchtknoten sitzend. Griffel verlängert, mit kleiner Narbe. Schötchen (Taf. XI, Fig. 17a) von der Seite flachgedrückt, so breit als lang, oben und unten ausgerandet, breit geflügelt, in zwei einsamige, fast kreisförmige Hälften zerfallend. In jedem Fach ein kurz gestielter Same. Keimblätter an der Basis verschmälert, leicht gebogen, flach aneinander liegend, mit kurzem, seitlich anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen an die Gefäßbündel gebunden. Haare einfach. Rispig-ästige, ausdauernde Pflanzen mit meist wenigästigem Stengel. Süd- und Mitteleuropa.

Biscutella gehört wohl trotz der pleurorhizen Samen zweifellos zu den *Lepidineae*, wohin sie auch von Prantl (2) gestellt wird. Auch bei gewissen Lepidieenarten kommen ja pleurorhize Samen vor. Daß in diesem Falle die quere Knickung der Keimblätter nicht zustande kommt wie bei notorhizen Samen, ist ja selbstverständlich, doch ist auch bei *Biscutella* deutlich zn sehen, daß die Kotyledonen unterhalb der Umbiegungsstelle der Samen entspringen.

Ihren unmittelbaren Anschluß findet *Biscutella* wohl an *Stubendorffia*, von der sie sich hauptsächlich durch die kreisrunden, gegen das Septum zu verengerten Klappen unterscheidet.

170. Megacarpaea.

De Candolle, Regni veg. Syst. nat. II. 1821, p. 1117.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, weiß oder rosenrot. Staubblätter sechs, viermächtig, oder aber stark vermehrt, bis zu sechzehn. Honigdrüsen, wenn sechs Staubblätter vorhanden, wie bei *Biscutella* gestaltet, je zwei laterale verschiedengestaltete und eine mediane. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe scheibenförmig, seicht ausgerandet. Frucht (Taf. XI, Fig. 18a) von der Seite flachgedrückt, viel breiter als hoch, oben und unten tief ausgerandet. Klappen breit geflügelt, kreisrund bis queroval, zuletzt sich vom Septum lösend. In jedem Fach ein hängender Same. Keimblätter an der Basis stielförmig verschmälert und daselbst umgebogen, mit sehr kurzem, seitlich anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen an die Leitbündel gebunden. Haare einfach. Ausdauernde kräftige Stauden mit fiederspaltigen Blättern und ästigen Blütenständen. Gebirge Zentralasiens.

Man könnte versucht sein, in *Megacarpaea* wegen der zuweilen in größerer Zahl auftretenden Staubblätter einen sehr ursprünglichen, den Papaveraceen oder Capparidaceen nahestehenden Cruciferentypus zu erblicken. Dagegen spricht aber ganz entschieden die sehr kompliziert gebaute, mannigfache Anpassungs-

erscheinung an die Verbreitung durch den Wind aufweisende Frucht und der komplizierte Samenbau, endlich die entschieden sehr enge Verwandtschaft mit *Biscutella*. Von dieser Gattung ist *Megacarpaea* ja kaum durch irgendein wesentlicheres Merkmal verschieden. Das zeitweise Auftreten einer größeren Zahl von Staubblättern als sechs dürfte wohl zweifellos auf Spaltungsvorgänge zurückzuführen sein. Leider liegt mir kein blühendes Material von einer solchen polyandren Art vor, so daß ich weder über die Anordnung der Staubblätter, noch auch über die Ausbildung der Honigdrüsen bei diesen etwas aussagen kann.

171. **Winklera.**

Regel in Acta horti Petrop. IX. 1886. p. 617.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, gelb. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten jedes kurzen Staubblattes und außen vor jedem längeren Staubblattpaare je eine dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, mit kopfiger, leicht zweilappiger Narbe. Schötchen (Taf. XI, Fig. 23 a) nicht aufspringend, von der Seite flachgedrückt, im Umriß rhombisch oder eiförmig, oft schief, schwach netzaderig, mit langem Griffel. In jedem Fruchtfach ein Same, oft der Same eines Fruchtfaches fehlschlagend. Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen an das Leptom der Gefäßbündel gebunden. Haare einfach oder fehlend. Ausdauernde Stauden mit ästigem Blütenstand und fiederteiligen Blättern. Zentralasien.

Dürfte auf Grund der Fruchtform. der vorhandenen medianen Honigdrüsen und der Verteilung der Myrosinzellen zu den *Lepidiinae* gehören und ist wahrscheinlich mit *Biscutella* zunächst verwandt. Reife Samen sah ich nicht.

2. Subtribus: *Iberidinae.*

Frucht ein von der Seite flachgedrücktes Schötchen, zweiklappig aufspringend mit Scheidewand oder einsamig und geschlossen bleibend. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine Honigdrüse, mediane Drüsen fehlend. Keimblätter flach, mit seitlich oder am Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen chlorophyllfrei, an die Leitbündel gebunden, mitunter daneben auch im Mesophyll vorhanden. Haare fast stets einfach.

Diese Gruppe unterscheidet sich von den *Lepidiinae* nur durch die fehlenden medianen Drüsen und den nicht pleuroplocen Keimling.

172. **Hutchinsia.**

Rob. Brown in Aiton, Hort. Kew. Ed. 2. IV. 1812. p. 82.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, weiß. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, mit kopfiger, seicht zweilappiger Narbe. Schötchen (Taf. XI, Fig. 26 a) aufspringend, seitlich zusammen-

gedrückt, im Umriß ellipsoidisch bis verkehrt-eiförmig, mit kahnförmigen gekielten Klappen. In jedem Fach zwei hängende, nebeneinander angefügte Samen. Keimblätter flach, Keimling rücken- oder seitenwurzelig. Myrosinzellen an die Leitbündel gebunden. Haare einfach oder ästig. Einjährige oder ausdauernde kleine Pflanzen mit fiederteiligen Blättern. Europa, Asien, Amerika.

Die richtige Stellung der Gattung *Hutchinsia* im System hat Bayer (1) klargelegt. Auf Grund der Gestalt der Honigdrüsen und der Verteilung der Myrosinzellen gehört sie zweifellos in die Verwandtschaft von *Iberis* und dürfte gleich dieser Gattung direkt von den *Lepidiinae* abzuleiten sein. Die Stellung in der Nähe von *Capsella*, die der Gattung auch oft angewiesen wird, scheint mir weniger natürlich, auch spricht die Gestalt der Honigdrüsen und die andere Bahaarung dagegen.

173. **Lachnocapsa.**

Balfour, Botany of Socotra. 1888. T. 3. p. 7.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter länglich-keilig, gelb. Staubblätter einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter jederseits eine aufrechte, kegelförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel fast fehlend, dick, mit breiter, zweilappiger Narbe. Schötchen (Taf. XII, Fig. 28a) von der Seite flachgedrückt, kreisrund bis eiförmig. Klappen kahnförmig, scharf gekielt bis fast geflügelt, schwammig, oft mit innen zwischen den Samen vorspringenden Leisten. In jedem Fruchtfach 1—2 Samen. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen zahlreich, sowohl im Mesophyll als am Leptom der Gefäßbündel. Haare sternförmig. Weißfilziger kleiner Strauch mit ganzrandigen, spateligen Blättern und einzeln oder zu wenigen endständigen Blüten. Sokotra.

Augenscheinlich ein mit *Iberis* verwandter und durch extrem xerophile Anpassung entstandener Typus, aber mit mehrsamigen Fruchtfächern.

174. **Iberis.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 648,
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 292.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter weiß, rosenrot oder lila, die beiden äußeren stark vergrößert. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige Honigdrüse. Frucht (Taf. XI, Fig. 19a) oval bis kreisrund, zweiklappig aufspringend, von der Seite flachgedrückt, an der Spitze mehr oder minder tief ausgerandet, und schmaler Scheidewand. Klappen gekielt und vorn oder rundum oft häutig geflügelt. In jedem Fruchtfach eine hängende Samenknospe. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen sowohl an den Leitbündeln als im Mesophyll vorhanden. Haare einfach. Kräuter oder Halbsträucher mit ebensträußigen Trauben. Süd- und Mitteleuropa.

Ist wohl direkt mit *Lepidium* verwandt.

175. **Aethionema.**

Rob. Brown in Aiton, Hort. Kew. Ed. 2. IV. 1812. p. 80.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter weiß, rötlich oder gelblich. Die vier längeren Staubblätter zusammenneigend, ihre Fäden an der Innenseite geflügelt, an der Spitze oft ausgerandet und dadurch mit einem Zahn versehen; die seitlichen Staubblätter einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel deutlich, mit kleiner Narbe, Schötchen (Taf. XI, Fig. 20a) zweiklappig aufspringend, herzförmig, breit geflügelt und oben tief ausgerandet, mehrsamig, daneben oft ebenso gestaltete, aber kleinere, einsamige, nicht aufspringende Schötchen ohne Scheidewand vorhanden, oder selbst nur letztere allein entwickelt. Keimblätter flach, Keimling in den mehrsamigen Schötchen rücken-, in den einsamigen seitenwurzelig. Myrosinzellen an den Leitbündeln. Haare einfach oder fehlend. Kräuter oder Halbsträucher mit ungeteilten Blättern. Mediterrangebiet bis in die höheren Gebirge.

Aethionema ist ein Schulbeispiel dafür, daß eine systematische Gruppierung der Cruciferen auf Grund der ein- und mehrsamigen Fruchtfächer und der Dehiszenz oder des Geschlossenbleibens der Früchte ein Unding ist, nachdem bei dieser Gattung oft genug mehrsamige aufspringende und einsamige nicht aufspringende Früchte auf ein und derselben Pflanze vorkommen. *Aethionema* zeigt uns auch, daß einsamige Schließfrüchte aus mehrsamigen aufspringenden Früchten ganz unvermittelt sich bilden können.

Wegen der Mehrsamigkeit der Früchte steht *Aethionema* zwar entwicklungsgeschichtlich auf einer tieferen Stufe als *Iberis*, andererseits aber erweist sie sich durch die Ausbildung von einsamigen Schließfrüchten als weiter vorgeschritten als diese. Sie kann demnach nicht von *Iberis* direkt abgeleitet werden, sondern wäre auf eine mehrsamige gemeinsame Stammform beider zurückzuführen.

Zu *Aethionema* sind folgende Gattungen zu stellen: *Morierà* Boiss. in Ann. sc. nat. Ser. 1. XVI. 380; *Crenularià* Boiss. l. c. XVII. 181; *Lipòphragma* Schott et Kotschy in Benth.-Hook. Gen. I. 94; *Campyloptera* Boiss. in Ann. sc. nat. Ser. 2. XVII. 194; *Diastrophis* Fisch. et Mey. Ind. sem. hort. Petrop. 35.

176. **Aantchocardamum.**

Thellung in Vierteljahresschr. de. naturf. Gesellsch. Zürich. LI. 1906. p. 221.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde leicht gesackt. Kronblätter genagelt, länglich. Staubfäden einfach, frei, an der Basis etwas verbreitert. Honigdrüsen sehr undeutlich, anscheinend je eine jederseits an der Basis der kurzen Staubblätter. Griffel deutlich, Narbe kopfig, über den Plazenten etwas herabgezogen. Schötchen zweiklappig, aufspringend, von der Seite stark zusammengedrückt, pfriemlich-lanzettlich, an der Basis abgerundet, an der

Spitze scharf zugespitzt, die Klappen gekielt, an der Spitze in einen bis 2/3 der Klappenlänge erreichenden, an den Griffel angewachsenen, ganz schmalen Flügelsaum verschmälert. In jedem Fruchtfach ein von der Spitze herabhängender Same. Keimblätter im unreifen Zustand kürzer als das Würzelchen, im reifen Zustand wahrscheinlich an der Krümmungsstelle des Embryos entspringend, Keimling rückenwurzelig, Haare fehlend. Sparrig verästelter Halbstrauch mit in Dornen auslaufenden Zweigen und verkehrt-eiförmigen ganzrandigen blaugrünen Blättern. Gebirge Südpersien.

177. Brossardia.

Boissier in Annales d. sciences nat. 2 Ser. XVII. (1842) p. 183.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, weiß oder rosenrot. Staubfäden einfach. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine längliche Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz. Frucht (Taf. XI, Fig. 21 a) nicht aufspringend, zweifächerig mit ganz schmalem Septum, fast papierdünn zusammengedrückt, breitgeflügelt, im Umriß oval oder verkehrt eiförmig. In jedem Fach 1—3 flachgedrückte Samen. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen an den Leitbündeln. Haare fehlend.

Kahler blaugrüner Halbstrauch mit ungeteilten stengelumfassenden Blättern. Persien.

Brossardia steht wohl zweifellos der Gattung *Aethionema*, speziell deren Arten mit nur mehrsamigen Früchten nahe und dürfte wohl als extreme Anpassungsform an die Verbreitung der Früchte durch den Wind von derselben abzuleiten sein.

178. Tschihatschewia.

Boissier in Tschihatscheff, Asie mineure I. (1850) p. 292.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lang genagelt, rosenrot. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, mit undeutlicher Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 22 a) nicht aufspringend, einfächerig, flachgedrückt, im Umriß verkehrt herzförmig, rundum geflügelt, 1—2 samig. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig, Myrosinzellen an den Gefäßbündeln. Haare teils einfach, teils ästig.

Ausdauernde reich behaarte Pflanze mit ungeteilten schmalen Blättern und großen Blüten. Gebirge Mesopotamiens.

Steht wohl zu *Brossardia* in einem ähnlichen Verhältnisse wie die schließfrüchtigen Formen von *Aethionema* zu den dehiszenten.

3. Subtribus: *Thlaspidinae.*

(De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. (1821) p. 198 als Tribus), Hayek, Flora v. Steiermark I. (1909) p. 537.

Frucht ein angustiseptes, meist mit Scheidewand versehenes und zweiklappig aufspringendes Schötchen, selten geschlossen

bleibend und einsamig ohne Scheidewand. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine Honigdrüse, die meist seitlich gegen die langen Staubblätter einen mitunter sehr langen Fortsatz entsendet. Myrosinzellen chlorophyllführend, im Mesophyll. Haare einfach oder ästig.

Diese Gruppe scheint sich an gewisse *Lepidiinae*, wie *Stroganowia* und *Hymenophysa*, anzuschließen, mit denen sie die Gestalt der lateralen Honigdrüsen und bei den ursprünglicheren Formen auch die wenig zusammengedrückten Früchte gemein haben.

179. **Cochlearia.**

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 647. Gen. pl. Ed. 5. 1754. 292.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, weiß oder lila. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine dreieckige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend. Griffel sehr kurz. Schötchen (Taf. XI, Fig. 24a) kugelig bis ellipsoidisch oder birnförmig, von den Seiten schwach zusammengedrückt, mehrsamig; die Klappen mit deutlichem bis zur Spitze reichendem Mittelnerv, dünnwandig. Samen zweireihig, Keimblätter flach mit meist seitlich, seltener am Rücken anliegendem Würzelchen. Haare einfach oder fehlend.

Cochlearia ist eine jener wenigen Gattungen, bei der man im Zweifel sein kann, ob man die Frucht als latisept oder als angustisept bezeichnen soll. Nachdem aber *Cochlearia* zu *Coluteocarpus* einerseits, insbesondere aber andrerseits zu *Dilophia*, *Jonopsidium* und so indirekt zu *Eunomia* und *Thlaspi* verwandtschaftliche Beziehungen aufweist, ist ihre Stellung im System wohl zweifellos.

Häufig werden von den Autoren die Gattungen *Armoracia* und *Kernera* mit *Cochlearia* vereinigt. Beide sind aber mit *Cochlearia* nicht sehr nahe verwandt. *Armoracia* hat ganz andere Honigdrüsen und gehört in die Verwandtschaft von *Roripa*; *Kernera* weicht durch die auch an die Leitbündel gebundenen Myrosinzellen stark ab.

Cochlearia hat, allerdings sehr spärliche und schwer auffindbare Myrosinzellen im Mesophyll. Auch Schweidler führt *Cochlearia* unter den Exoidioblastae auf, doch zweifle ich sehr, ob er die Gattung in dem von mir angenommenen Umfang damit meint. Zum mindesten hat nämlich Heinricher, Schweidlers Lehrer, nur *Cochlearia Armoracia* auf dieses Merkmal hin untersucht, eine Pflanze, die wie gesagt aus der Gattung ganz auszuscheiden ist.

180. **Kernera.**

Medicus, Pflanzengattungen. 1792. p. 71.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, weiß. Staubfäden frei, die der kürzeren Staubblätter einwärts gekrümmt und mit einem Zahn versehen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine kleine dreieckige Honigdrüse (Taf. XI,

Fig. 40b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe gestutzt. Schötchen (Taf. XI, Fig. 40a) verkehrt-eiförmig bis fast kreisrund, mit stark konvexen, harten, mit einem deutlichen, aber in der Mitte verschwindenden Mittelnerv versehenen Klappen. Septum oben oft durchlöchert, reichlich netzfaserig, mit polygonalen Epidermiszellen. In jedem Fach 4—6 Samen; Keimblätter flach, Keimling seiten- oder rückenwurzelig. Myrosinzellen sehr zahlreich im Mesophyll, oft auch an den Gefäßbündeln. Haare einfach. Ausdauernde Pflanzen mit rosettigen, gestielten Grundblättern. Gebirge von Süd- und Mitteleuropa.

Unterscheidet sich von *Cochlearia* durch die umgebogenen kurzen Staubblätter und die viel reichlicher vorhandenen Myrosinzellen. Diese sind sehr zahlreich im Mesophyll vorhanden, aber oft so unmittelbar nah an den Gefäßbündeln, daß ich nicht entscheiden kann, ob nicht auch Endoidioblasten vorhanden sind.

181. Coluteocarpus.

Boissier in Ann. d. sc. nat. Ser. 2. XVII. 1842. p. 162.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, weiß oder rosenrot. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, welche nach außen gegen die langen Staubblätter hin einen mächtigen Fortsatz entsenden, welche Fortsätze sich gegenseitig außen vor den medianen Staubblattpaaren fast berühren (Taf. XI, Fig. 25b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz. Frucht (Taf. XI, Fig. 25a) im Umriß ellipsoidisch oder eiförmig, blasig aufgetrieben, mit dünnhäutigen, netzaderigen Klappen und einem nur am Rande entwickelten Septum. Epidermiszellen des Septums polygonal, ohne parallele Teilungswände, wenigsamig, Samen unberandet, an ans Septum angewachsenem Funiculus. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen sehr spärlich im Mesophyll. Haare einfach. Dichtrasige Hochgebirgspflanzen mit grobgezähnten, lanzettlichen Rosetten- und ganzrandigen Stengelblättern. Hochgebirge Vorderasiens.

Coluteocarpus wird von den meisten Autoren zu den *Alysseae* in die Nähe von *Vesicaria* gestellt, wogegen aber die andere Gestalt der Epidermiszellen des Septums und die mächtig entwickelten Honigdrüsen (nicht aber wie ich in Oest. bot. Zeitschr. LX. p. 92 irrtümlich angab, das abweichende Verhalten der Myrosinzellen) sprechen. Abgesehen von der Ähnlichkeit im Fruchtbau spricht für die nahe Verwandtschaft von *Coluteocarpus* mit *Cochlearia* vor allem ein sehr in die Augen springendes vegetatives Merkmal, der auffallende Blattdimorphismus. Genau den gleichen Blattdimorphismus mit ebenso grobgezähnten lanzettlichen Grund- und eiförmigen, ganzrandigen, spitzen Stengelblättern, wie sie *Coluteocarpus* aufweist, zeigen auch einige Cochleariaarten, wie z. B. *C. heterophylla*. Wenn man diese mit *Coluteocarpus reticulatus* vergleicht, ist diese Übereinstimmung so in die Augen springend, daß man

keinen Moment darüber im Zweifel bleibt, daß beide Genera miteinander verwandt seien.

182. **Didymophysa.**

Boissier in Ann. sc. nat. Ser. 2. XVII. 1842. p. 179.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, weiß. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, außen gegen die medianen Staubblätter einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse (wie Taf. XI, Fig. 31 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz. Schötchen (Taf. XI, Fig. 27 a) aufgeblasen, zweiknotig, oben und unten eingebuchtet, mit netzaderigen, dünnhäutigen, eiförmigen Klappen und schmalem, linealem Septum. Samen unberandet, in jedem Fach zwei, hängend an kurzem, freiem Funiculus. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend. Dichtrasige Hochgebirgspflanze mit kahlen, fingerig eingeschnittenen Blättern. Hochgebirge Persiens.

Didymophysa stimmt in Bezug auf Fruchtbau und alle sonstigen Merkmale sowie im Habitus so sehr mit *Coluteocarpus* überein, daß die nahe Verwandtschaft beider wohl außer Zweifel steht.

183. **Dilophia.**

Thomson in Hookers Journ. IV. T. 12, V. 1853. p. 19.

Kelchblätter abstehend, an der Spitze verdickt, bleibend. Kronblätter ungeteilt, gegen die Basis lang verschmälert, weiß oder lila. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, die nach außen gegen die langen Staubblätter zu einen mächtigen Fortsatz entsendet, welche Fortsätze sich an der Außenseite der langen Staubblätter gegenseitig fast berühren (wie Taf. XI, Fig. 25 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, dick, Narbe gestutzt. Frucht (Taf. XI, Fig. 29 a) schwach seitlich zusammengedrückt, herzförmig rundlich, mit bleibendem Griffel. Klappen kahnförmig, sich vom stark verbreiterten Replum ablösend. Samen mehrere in jedem Fach an dickem Funiculus. Keimblätter flach, Keimling seiten- oder schief rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach. Ausgebreitete ästige Kräuter mit spatelförmigen Blättern. Ostasien.

Diese Gattung hat mit *Coluteocarpus* und *Didymophysa* nichts zu tun, sondern schließt sich unmittelbar an *Cochlearia* an.

184. **Hemilophia.**

Franchet, Plantae Dalavay. T. 17 f. A. 1889. p. 65.

Kelchblätter aufrecht, Kronblätter seicht zweilappig. Staubfäden einfach, frei. Fruchtknoten sitzend, Griffel konisch, allmählich verschmälert. Frucht (Taf. XI, Fig. 37 a) ellipsoidisch, schwach seitlich zusammengedrückt, in dem Griffel allmählich verschmälert, oben nicht ausgerandet, mit von dem stark verbreiterten

Replum sich lösenden Klappen. In jedem Fach ein hängender Same, oft aber der Same eines Faches fehlschlagend. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Haare fehlend. Liegende Kräuter mit spatelförmigen, dreizähnigen Blättern.

Mir nur nach der Beschreibung und Abbildung des Autors bekannt, aber zweifelles mit voriger Gattung nahe verwandt.

185. **Dipoma.**

Franchet in Bullet. d. l. soc. bot. de France. XXXII. 1886. p. 404.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter keilig, seicht zweilappig. Staubfäden einfach, frei. Fruchtknoten sitzend. Schötchen (Taf. XI, Fig. 38a) ellipsoidisch, seitlich zusammengedrückt, oben abgerundet. Klappen kahnförmig, gekielt, mit einigen Warzen am Kiel und am Rande, von dem verbreiterten Replum sich lösend. In jedem Fach mehrere hängende Samen. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Haare fehlend. Ausdauernde Pflanze mit dünnem, kriechendem Rhizom und gestielten, kleinen, ganzrandigen Blättern. Hochgebirge von Yunnan.

Wohl ebenfalls mit *Dilophia* nah verwandt. Ich sah kein Material.

186. **Jonopsidium.**

(De Candolle, Prodr. I. p. 174 als Sektion) Reichenbach, Plant. crit. VII. 1829. p. 26.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, lila. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz. Schötchen (Taf. XI, Fig. 28a) zweiklappig aufspringend, verkehrt-eiförmig, oben quer abgestutzt und seicht ausgerandet. Klappen kahnförmig, an der Spitze schwach flügelig gekielt, Replum verbreitert. Septum schmal. In jedem Fach 2—5 Samen. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend. Kahles, einjähriges Kraut mit ungeteilten, gestielten Grundblättern und auf langen Stielen grundständigen Blüten. Portugal.

Zeigt im Fruchtbau einerseits Ähnlichkeit mit *Dilophia*, andererseits aber auch mit den folgenden Gattungen und bildet gewissermaßen das Bindeglied zwischen *Dilophia* und *Thlaspi*.

187. **Eunomia.**

De Candolle, Regni veg. Syst. nat. II. 1821. p. 555.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, weiß oder lila. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, nach außen gegen die medianen Staubblätter einen langen Fortsatz entsendende Honigdrüse, welche Fortsätze sich außen vor den langen Staubblättern gegenseitig fast berühren (wie Taf. XI, Fig. 25b). Fruchtknoten

sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe seicht zweilappig, Schötchen (Taf. XI, Fig. 30a) zweiklappig aufspringend, seitlich zusammengedrückt, nach vorn verschmälert, spitz oder abgestutzt, Klappen kahnförmig, gekielt und gegen die Spitze schmal häutig geflügelt. In jedem Fach 1—2 Samen an dem Septum kurz angewachsenem Funiculus; Keimblätter flach, mit den Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend. Lockerrasige, meist im Feldschutt kriechende, verlängerte Stämmchen treibende Hochgebirgspflanzen mit ungeteilten kahlen Blättern. Gebirge Vorderasiens.

Eunomia zeigt habituell eine gewisse Ähnlichkeit mit *Aethionema,* von dem es aber durch eine ganz andere Verteilung der Myrosinzellen abweicht. Eine noch größere habituelle Ähnlichkeit und auch eine wirkliche Verwandtschaft besteht ferner zwischen *Eunomia* und den Thlaspiarten der Sekt. *Iberidella,* die vielleicht besser zu einer Gattung zusammengefaßt würden. Andererseits bestehen auch zweifellos verwandtschaftliche Beziehungen von *Eunomia* zu *Jonopsidium* und *Dipoma.*

188. **Thlaspi.**

Linné, Spec. plant. Ed. 1. 1753. p. 645.
Gen. pl. Ed. 5. 1754. p. 719.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, ungeteilt, weiß oder lila. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kürzeren Staubblätter je eine halbmondförmige, nach außen gegen die medianen Staubblätter zu einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse (Taf. XI, Fig. 31b). Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert mit seicht zweilappiger Narbe. Schötchen zweiklappig aufspringend, von den Seiten flachgedrückt, verkehrt eibis verkehrt herzförmig, oben mehr oder minder tief ausgerandet, selten gestutzt; Klappen kahnförmig, am Rücken scharf gekielt und besonders gegen die Spitze zu breit geflügelt. Scheidewand schmal. Epidermiszellen des Septums mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. In jedem Fruchtfach ein bis viele Samenknospen, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach. Meist ausdauernde Gewächse mit ungeteilten Blättern und rosettigen Grundblättern. Temperierte Gebiete und Gebirge der ganzen Erde.

Zerfällt in folgende Sektionen:

a. *Iberidella* (DC. Syst. II. 385 als Sektion von *Hutchinsia,* Janch. in Österr. bot. Zeitschr. LVIII. 207). Schötchen ungeflügelt oder nur vorn schmal geflügelt.
b. *Pleurotropis* DC. Syst. II. p. 373. Schötchen breit geflügelt mit an der Spitze mehr oder minder abgerundeten Flügeln. Samen glatt.
c. *Pachyphragma* DC. Syst. II. 373. Schötchen geflügelt mit abgerundeten Flügeln. Samen zu zweien von der Spitze jedes Faches herabhängend.

d. *Nomisma* DC. Syst. II. 375. Schötchen geflügelt mit an der Spitze abgerundeten Flügeln. Samen konzentrisch gestreift.

e. *Carpoceras* DC. Syst. II. 374. Schötchen geflügelt mit zugespitzten Flügeln. Samen konzentrisch gestreift.

Wie schon oben erwähnt, ist speziell die Sekt. *Iberidella* mit *Eunomia* so nah verwandt, daß man beide auch in ein Genus vereinigen könnte. Die übrigen Sektionen sind wieder von *Iberidella* generisch nicht zu trennen. Die Epidermis des Septums erinnert zwar an die *Alysseae*, doch bestehen sonst zu dieser Gruppe keinerlei Beziehungen.

189. **Bivonaea.**

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 554.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, gelb oder weiß. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, nach außen gegen die langen Staubblätter zu einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe seicht zweilappig. Schötchen (Taf. XI, Fig. 32a) zweiklappig aufspringend, seitlich flachgedrückt, elliptisch bis verkehrt-herzförmig, gestutzt oder ausgerandet, Klappen kahnförmig, gekielt und besonders gegen die Spitze zu mehr oder minder breit geflügelt. Septum schmal, Epidermiszellen polygonal mit welligen Wänden. In jedem Fach 2—6 Samen. Keimblätter flach mit am Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend. Einjährige kahle Kräuter mit stengelumfassenden Blättern und oft deckblätterigen Trauben. Mittelmeergebiet.

Unterscheidet sich von Thlaspi nur durch den rückenwurzeligen Keimling und die anders gestalteten Epidermiszellen des Septums.

190. **Teesdalea.**

Rob. Brown in Cit. Hort. Kew. Ed. 2. IV. 1812. p. 83.

Kelchblätter abstehend. Kronblätter klein, weiß, kaum genagelt, die äußeren oft vergrößert. Staubfäden frei, am Grunde mit einem schuppenförmigen Anhängsel, die seitlichen nicht selten fehlend. Honigdrüsen sehr klein, je eine pyramidale zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter, oft sogar ganz fehlend. Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, Narbe zweilappig. Schötchen (Taf. XI. Fig. 33a) rundlich herzförmig, seitlich flachgedrückt, an der Außenseite stärker konvex als an der Innenseite, vorn ausgeschnitten, Klappen kahnförmig, gekielt, an der Spitze schmal geflügelt. In jedem Fach zwei hängende Samen. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend.

Ein- bis zweijährige kahle Kräuter mit rosettigen fiederspaltigen Grundblättern. Europa, Westasien.

Teesdalea wird von Prantl (2) zu den *Lepidiinae* gestellt, doch kann ich, abgesehen von der ganz anderen Verteilung der Myrosinzellen und den fehlenden medianen Drüsen, in den Samen keine Spur der für die *Lepidiinae* so charakteristischen *Pleuroplocie* sehen; der Keimling ist rein seitenwurzelig mit genau an der Krümmungsstelle entspringenden Kotyledonen. Gegen eine Verwandtschaft mit *Iberis* spricht ebenfalls die ganz andere Verteilung der Myrosinzellen. Diese spricht ebenso wie die Fruchtform für eine nahe Verwandtschaft mit *Thlaspi*, welche Bayer (1) wegen der bei *Teesdalea* kleinen und dreieckigen, bei *Thlaspi* halbmondförmigen und nach außen einen Fortsatz entsendenden Honigdrüsen bestreitet, meiner Ansicht nach mit Unrecht, da bei beiden nur laterale Drüsen vorhanden sind, welche bei *Teesdalea* einfach rückgebildet sind.

191. **Megadenia.**

Maximovicz, Flora Tangut. 1889. p. 76.

Kelchblätter abstehend. Kronblätter kaum genagelt, weiß Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine große Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, gestutzt. Schötchen (Taf. XI, Fig. 39a) nicht aufspringend, seitlich flachgedrückt, oben seicht ausgerandet, viel breiter als hoch. Klappen im Umriß rundlich oder queroval, scharf gekielt. In jedem Fruchtfach ein wagrechter Same. Keimling seitenwurzelig. Einjähriges, kahles Kraut mit herzförmig rundlichen Blättern und neben der endständigen Traube einzelnen grundständigen Blüten. China.

Scheint nach allem in die Verwandtschaft von *Thlaspi* zu gehören; die Fruchtform erinnert am meisten an folgende Gattung. Material steht mir keins zur Verfügung.

192. **Heldreichia.**

Boissier in Annales d. sc. nat. Ser. 2. XVI. 1841. p. 381.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kaum genagelt, weiß oder rosenrot. Staubblätter frei, die Staubfäden der längeren an der Basis flügelig verbreitert oder mit einem Zahn versehen. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, die an der Innenseite oft miteinander vereint sind und nach außen gegen die langen Staubblätter zu einen langen Fortsatz entsenden. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe ausgerandet. Schötchen (Taf. XI, Fig. 34a) von der Seite flachgedrückt, breit verkehrt-eiförmig bis queroval, mit scharf gekielten Klappen und schmaler Scheidewand, in jedem Fach ein hängender Same. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend. Ästige Pflanzen mit oft reich verzweigtem Rhizom und an der Stengelbasis rosettig gehäuften Blättern. Westasien.

Ist gewiß mit *Eunomia* zunächst verwandt.

193. **Peltaria.**

Jacquin, Enum. stirp. Vind. 1762. p. 117.

Kelchblätter abstehend, Kronblätter kurz genagelt, weiß. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige. nach außen einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse, die an der Innenseite oft paarweise miteinander verschmolzen sind. Fruchtknoten sitzend, Griffel fehlend. Frucht (Taf. XI, Fig. 35 a) nicht aufspringend, linsenförmig, flachgedrückt, gegen die Basis verschmälert, ohne Scheidewand, netzaderig, einsamig. Same flach. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach. Ausdauernde Pflanzen mit kahlen, stengelumfassenden ganzrandigen Blättern, rispigem Blütenstand und hängenden Früchten. Östliches Mittelmeergebiet bis Mitteleuropa.

Erinnert im Habitus gewissermaßen an die *Isatidinae,* ist aber durch ganz andere Honigdrüsen von denselben weit verschieden.

194. **Pugionium.**

Gärtner, De Fructibus et sem. plant. II. T. 142. 1791. p. 291.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde etwas gesackt. Kronblätter genagelt, schmal, rosenrot. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend, seitlich zusammengedrückt, breiter als hoch, oben ausgeschnitten. Griffel fehlend. Frucht (Taf. XI, Fig. 36 a) nicht aufspringend, seitlich zusammengedrückt, in zwei aufrecht abstehende, lanzettliche, flache Hörner ausgehend, jede Hälfte unten mit einem abwärts gerichteten Dornfortsatz und überdies noch mit einem oder dem anderen Dorn versehen. Frucht infolge der fast stets nur in einer Hälfte sich entwickelnden Samenknospe fast stets ungleichhälftig. Samen wagrecht, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen anscheinend im Mesophyll, doch konnte ich sie nicht absolut sicher nachweisen. Haare fehlend.

Prantl (2) stellt *Pugonium* aus mir unklaren Gründen zu den *Alyssineae.* Ich kann die sonderbare Fruchtform dieser Gattung doch unbedingt nur auf ein angustiseptes geflügeltes Schötchen zurückführen, wie z. B. die Frucht von *Thlaspi ceratocarpum;* auch der junge Fruchtknoten bei *Pugionium* erscheint ganz deutlich angustisept.

4. Subtribus: *Capsellinae.*

(Prantl in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. 1890. p. 154 als Subtribus der *Hesperideae*)

Hayek, Flora von Steiermark. 1909. p. 523.

Frucht ein Schötchen mit mehr oder minder stark konvexen bis kahnförmigen Klappen, meist zweiklappig aufspringend. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine große halbmondförmige Honigdrüse, die nach außen gegen die langen Staubblätter einen

kurzen Fortsatz entsendet. Myrosinzellen chlorophyllfrei, ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare wenigstens zum Teil ästig.

Diese Subtribus umfaßt nur die drei Genera *Camelina*, *Vogelia* und *Capsella*. Von diesen ist *Camelina* wohl mit *Cochlearia* nahe verwandt und von derselben hauptsächlich durch die anders gestalteten Myrosinzellen verschieden. Von *Camelina* lassen sich einerseits *Vogelia*, andererseits *Capsella* leicht ableiten. Die ganze Gruppe scheint eine Parallelreihe zu den *Thlaspidinae* mit anders lokalisierten Myrosinzellen zu sein. Von den *Iberidinae* unterscheidet sie sich durch viel mächtiger entwickelte Honigdrüsen und die ästigen Haare.

195. **Camelina.**

Crantz, Stirpium Austr. fasc. I. 1762. p. 17.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, gelb. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstige Honigdrüse, die vorne mitunter paarweise mit einander verschmelzen. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, Narbe gestutzt. Frucht (Taf. XI, Fig. 41a) ein verkehrt eiförmiges bis birnförmiges, zweiklappig aufspringendes berandetes Schötchen; Klappen desselben stark konvex, mit deutlichem Mittelnerv, dünnwandig. Epidermiszellen des Septums polygonal mit welligen, verdickten Wänden. In jedem Fruchtfach zahlreiche Samen. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen am Leptom der Leitbündel. Haar ästig. Kräuter mit pfeilformig stengelumfassenden Blättern. Mittelmeergebiet bis Mitteleuropa und Zentralasien.

Camelina stimmt im Fruchtbau im wesentlichen mit *Cochlearia* überein, unterscheidet sich aber von dieser Gattung durch notorhize Samen, andere Lokalisation der Myrosinzellen, ästige Trichome und gelbe Blüten. Nichtsdestoweniger dürften zwischen beiden doch, wenn auch sehr entfernte, verwandtschaftliche Beziehungen existieren.

196. **Vogelia.**

Medicus, Pflanzengatt. 32. T. 1, F. 6. 1792.
Neslia Desvaux im Journal botan. III. 1813. p. 162.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, gelb. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, die nach außen gegen die langen Staubblätter einen kurzen Fortsatz entsendet und die sich paarweise berühren oder selbst verschmelzen (Taf. XI, Fig. 42b). Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert. Frucht (Taf. XI. Fig. 42a) nicht aufspringend, kugelig, mit harter, außen grubig netziger Schale, zweifächerig mit je zwei Samen in jedem Fach, oder aber häufiger einfächerig, ohne Scheidewand, einsamig. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig. Einjähriges Kraut mit pfeilförmigen, stengelumfassenden Blättern.

Die habituelle Übereinstimmung von *Vogelia* mit *Camelina* ist so groß, daß selbst De Candolle (1,2), der in seinem System keine Ausnahme duldete, beide in dieselbe Gruppe stellte, obwohl erstere ein geschlossen bleibendes Nüßchen, letztere ein aufspringendes Schötchen hat. Auch mir scheint die nahe Verwandtschaft beider Genera zweifellos und dürfte *Neslia* direkt aus *Camelina* durch Reduktion der Samenzahl hervorgegangen sein.

197. **Capsella.**

Medicus, Pflanzengatt. I. 1792. p. 85.

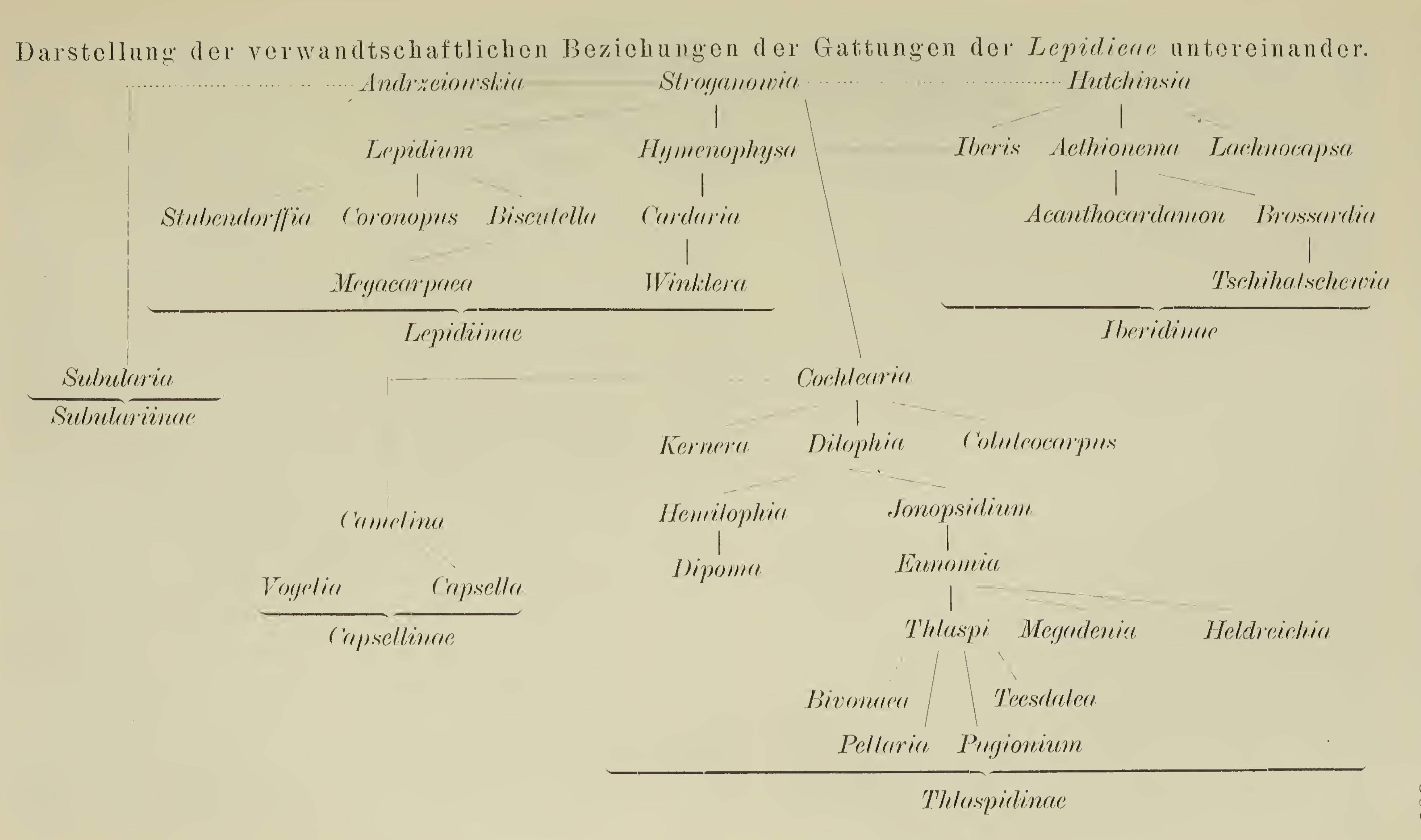
Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, weiß oder rötlich. Staubfäden einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, die an der Außenseite sich fast berühren und seitlich gegen die langen Staubblätter einen linealen Fortsatz entsenden (Taf. XI, Fig. 43b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz. Frucht (Taf. XI, Fig. 43a) ein zweiklappig aufspringendes, seitlich zusammengedrücktes, dreieckig verkehrt-herzförmiges Schötchen mit schmaler Scheidewand; Klappen kahnförmig, dünnwandig, netzaderig, kaum gekielt. In jedem Fach mehrere hängende Samen. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare teils einfach, teils ästig. Kräuter mit meist rosettig gehäuften Grund- und oft pfeilförmigen Stengelblättern.

Prantl (2) war wohl der erste, der *Capsella* mit *Camelina* in eine Reihe gestellt hat. Trotz der andersgestalteten Frucht läßt sich eine gewisse habituelle Ähnlichkeit beider nicht in Abrede stellen. Tatsächlich könnte man sich ja *Capsella* aus *Camelina* durch eine eintretende stärkere Konvexität der Klappen entstanden denken. Eine sehr bedeutende Stütze findet diese Annahme durch das Auftreten einer zweifellos aus *Capsella Bursa pastoris* entstandenen Mutation, die Solms (1) als *Capsella Hegeri* beschrieben hat. Diese Pflanze weist nun Früchte auf, die bis auf die geringere Größe ganz den Früchten von *Camelina* gleichen, so daß Solms selbst beim ersten Auftreten der ihm natürlich fremden Pflanze selbe als eine *Camelina* bestimmte. Es liegt nun sehr nahe, in dieser *Capsella Hegeri* eine Rückschlagsform von *Capsella Bursa pastoris* zu erblicken und demnach anzunehmen, daß *Capsella* sich aus camelinaartigen Formen entwickelt habe. Die gegenteilige Annahme, daß *Capsella Hegeri* eine Neubildung darstelle und auf eben diesem Wege sich etwa *Camelina* aus *Capsella* entwickelt habe, ist viel weniger wahrscheinlich, da die Frucht von *Camelina* entschieden einfacher gebaut ist als die von *Capsella*.

5. Subtribus: *Subulariinae*.

De Candolla, Regni veg. Syst. nat. II. 1821. p. 697.

Frucht ein zweiklappig aufspringendes Schötchen mit stark konvexen Klappen. Blütenboden ausgehöhlt, mit halb unterständigen, eingesenktem Fruchtknoten, umständigen Kron- und Staubblättern.


Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen der *Lepidieae* untereinander.
Andrzeiowskia
Stroganowia
Hutchinsia
Lepidium
Hymenophysa
Iberis
Aethionema
Lachnocapsa
Stubendorffia
Coronopus
Biscutella
Cardaria
Acanthocardamon
Brossardia
Megacarpaea
Winklera
Tschihatschewia
Lepidiinae
Iberidinae
Subularia
Subulariinae
Cochlearia
Kernera
Dilophia
Coluteocarpus
Camelina
Hemilophia
Jonopsidium
Dipoma
Eunomia
Vogelia
Capsella
Capsellinae
Thlaspi
Megadenia
Heldreichia
Bivonaea
Teesdalea
Pellaria
Pugionium
Thlaspidinae

Am Blütenboden innerhalb der Staubblätter ein den Fruchtknoten umgebender, geschlossener Diskusring. Keimblätter quer geknickt mit am Rücken anliegenden Würzelchen.

Diese Gruppe, die die einzige Gattung *Subularia* umfaßt, steht bezüglich des Blütenbaues innerhalb der Cruciferen ganz isoliert da. Nur bei *Teesdalea* findet sich ein etwas ausgehöhlter Blütenboden, aber keineswegs in so hohem Maße wie bei *Subularia*. Es wäre naheliegend, diese Umbildung der Blütenachse auf das Leben der Pflanze im Wasser zurückzuführen, wenn nicht in den Hochgebirgen Abessyniens eine zweite Art dieser Gattung vorkäme, die keineswegs wasserbewohnend ist. Auch der intrastaminal gelegene Drüsenring bei *Subularia* findet sich bei keiner zweiten Crucifere.

Über die phylogenetischen Beziehungen von *Subularia* zu den übrigen Cruciferen lassen sich nur Vermutungen aufstellen. Der Blütenbau ist, wie gesagt, ganz abnorm und bietet gar keine Anhaltspunkte über ihre systematische Stellung; die Frucht erinnert entfernt an *Cochlearia* etc., ist aber so wenig charakteristisch, daß die Gattung in jeder Gruppe ihren Platz finden könnte. Einzig die Keimlingslage ist es, die uns einen Anhaltspunkt gibt, und sie weist uns entschieden auf die *Lepidiinae* hin, von dem wohl die *Subulariinae* abzuleiten sind.

198. Subularia.

Linné, Species plant. Ed. 1. 1753. p. 642.
Gen. pl. Ed. 1. 1754 p 290.

Blütenachse vertieft, Kelch- und Kronblätter umstehend, letztere klein, weiß, oft fehlend. Staubblätter einfach, frei. Um den Fruchtknoten ein intrastaminaler, geschlossener Drüsenring (Taf. XI, Fig. 48b). Fruchtknoten halb unterständig, Griffel fehlend, Narbe sitzend. Frucht (Taf. XI, Fig. 48a) ein zweiklappig aufspringendes, ellipsoidisches, zweiklappiges Schötchen mit stark konvexen, einnervigen Klappen. In jedem Fach mehrere Samen. Keimblätter über der Ursprungsstelle, quer geknickt, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen nicht nachweisbar. Haare fehlend. Einjährige Pflanzen mit pfriemlichen Blättern.

6. Tribus Schizopetaleae.

Prantl in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III, 1891. 2. p. 154

Frucht zweiklappig aufspringend, verschieden gestaltet. Narbe ringsum gleichentwickelt auf ungeteiltem oder zweiteiligem Griffel, dessen Äste über den Medianen der Fruchtblätter und nicht über den Plazenten stehen. Mediane und laterale Honigdrüsen, oder erstere fehlend. Myrosinzellen ans Leptome der Leitbündel gebunden. Haare ästig oder fehlend.

In dieser Gruppe fasse ich nach dem Vorgange Prantls (2) eine Reihe von amerikanischen und australischen Gattungen zusammen, die alle durch die eigenartige Ausbildung der Narbe, ferner

durch gleichartig lokalisierte Myrosinzellen und meist auch ästige Haare ausgezeichnet sind. Obwohl ich es für zweifellos halte, daß alle diese Gattungen miteinander nahe verwandt sind, so zeigen manche unter ihnen doch keinen so nahen Anschluß an andere Genera wie wir es bei den übrigen Gruppen gewöhnt sind, sondern stehen im Systeme ziemlich isoliert da, wie z. B. *Menkea, Stenopetalum* und *Lyrocarpa*. Es ist denkbar, daß wir es nur mehr mit isolierten Endgliedern eines größeren Formenkreises zu tun haben, und die verbindenden Zwischenglieder bereits ausgestorben sind. Es ist aber auch leicht möglich, daß manche dieser Zwischenglieder noch aufgefunden werden, da ja viele der hierher gehörigen Gattungen botanisch noch sehr wenig durchforschte Gebiete bewohnen.

Was die Ableitung der ganzen Gruppe betrifft, dürfte sie wohl direkt von den *Thelypodieae* abstammen, von denen sie sich durch das mangelnde Gynophor, ästige Trichome, stärkere Reduktion der Honigdrüsen und anders lokalisierte Myrosinzellen unterscheidet, während sie in der auffallend regelmäßigen, oft kugeligen Narbe, die sich in anderen Gruppen nur ausnahmsweise findet, mit ihr übereinstimmt.

1. Subtribus: *Tropidocarpinae*.

Hayek hoc loco.

Mediane und laterale Honigdrüsen vorhanden, mitunter zu einem geschlossenen Ring verschmolzen, dann aber die lateralen Drüsen außen offen. Frucht mit gewölbten bis gekielten Klappen.

199. **Menkea.**

Lehmann, Ind. sem. hort. Hamburg. 1843. p. 8.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, breit verkehrt eiförmig, weiß oder lila. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige Honigdrüse, die nach außen gegen die medianen Staubblätter zu einen kurzen Fortsatz entsendet, außerdem eine dreieckige Drüse außen zwischen den langen Staubblättern jedes Paares (Taf. XII, Fig. 1b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz mit scheibenförmiger, ringsum gleichmäßig ausgebildeter Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 1a) länglich-eiförmig bis breit-elliptisch, zweiklappig aufspringend, mit flachen oder gewölbten netzaderigen Klappen. Epidermiszellen des Septums polygonal mit welligen Wänden. Samen in jedem Fach zahlreich, zweireihig. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Haare fehlend.

Einjährige kahle Kräuter. Australien.

Eine ungenügend bekannte, anscheinend ziemlich isoliert stehende Gattung, die auf Grund der Gestalt der Honigdrüsen wohl hierher gehört. Eine Verwandtschaft mit *Stenopetalum*, an die man auf Grund der geographischen Verbreitung denken könnte, scheint nicht zu bestehen.

200. **Tropidocarpum.**

Hooker, Icones. T. 43, 52. 1836.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz, an der Basis verschmälert, weiß. Staubblätter einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter innen je eine halb ringförmige, außen offene Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ring breit verbunden sind (Taf. XII, Fig. 2b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, mit kugeliger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 2a) eine zweiklappig aufspringende, von der Seite mehr oder minder zusammengedrückte, gegen die Spitze verschmälerte Schote mit gekielten Klappen. Scheidewand fehlend. Samen zahlreich, zweireihig an freiem Funikulus. Keimblätter flach mit am Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig.

Hat zu voriger Gattung wohl kaum direkte verwandtschaftliche Beziehungen, gewiß aber zur folgenden Gattung.

201. **Synthlipsis.**

A. Gray, Plantae Fendl. p. 116, not. 1849.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter lang genagelt mit gewellter Platte, rosenrot. Staubfäden einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter jederseits eine halbmondförmige Honigdrüse, die nach außen gegen die langen Staubblätter einen kurzen Fortsatz entsendet, außerdem eine dreieckige Drüse außen vor jedem langen Staubblattpaar. (Taf. XII, Fig. 3b.) Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, mit kopfiger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 3a) ein zweiklappig aufspringendes, seitlich flachgedrücktes, vorn abgerundetes oder ausgerandetes kreisrundes bis eiförmiges Schötchen mit scharf gekielten bis schmalgeflügelten Klappen und schmaler Scheidewand. Samen in jedem Fache zahlreich, zweireihig, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig.

Ästige Kräuter mit buchtig fiederspaltigen Blättern, deckblattlosen lockeren Blütentrauben und herabgebogenen Fruchtstielen.

2. Subtribus: *Physariinae.*

Prantl in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenf. III. 2. 1890. p. 154.

Seitliche Honigdrüsen mächtig entwickelt, mehr oder minder ringförmig, an der Außenseite offen, mediane Drüsen fehlend. Frucht zweiklappig aufspringend, mit mehr oder minder gewölbten bis gekielten, selten flachen Klappen. Kronblätter nicht bandförmig lineal.

202. **Phoenicaulis.**

Nuttall in Torrey and Gray, Flora of North Amerika. I. 1838. p. 89.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter genagelt, purpurn. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden

Seiten der kurzen Staubblätter je eine Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend. Frucht eine lanzettliche Schote mit oben eingezogenem Griffel. Klappen derselben mit starkem Mittelnerv und netzaderig. Epidermiszellen des Septums mit welligen verdickten Wänden. Samen zahlreich, einreihig, Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Haar ästig.

Ausdauernde Pflanze mit länglichen filzigen Grundblättern und seitlichen Blütenstengeln. Westliches Nordamerika.

Diese mir unbekannte Gattung wird von Prantl zu den *Physariinae* gestellt, als deren ursprünglichster Typus sie auf Grund der Fruchtform angesehen werden müßte. Baillon vereinigt die Gattung mit *Cheiranthus*, ein Vorgang, dessen Berechtigung mir sehr zweifelhaft scheint.

203. **Mancoa.**

Weddell, Chlor. andin. 1857. I. T. 86 D.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt, bleibend. Kronblätter genagelt, klein, weiß. Staubblätter einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, im Umriß fünflappige Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 5b). Fruchtknoten sitzend. Griffel sehr kurz, Narbe scheibenförmig. Frucht (Taf. XII, Fig. 5a) eine seitlich schwach zusammengedrückte, nicht aufspringende, elliptische oder längliche Schote. Klappen stark gewölbt, kahnförmig. In jedem Fache mehrere zweireihig angeordnete Samen. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen an den Gefäßbündeln. Haare ästig.

Einjähriges reichästiges Kraut mit buchtig fiederteiligen Blättern und im unteren Teile mit Deckblättern versehenen Trauben. Anden von Peru und Argentinien.

204. **Agallis.**

Philippi in Linnaea. XXXIII. 1868. p. 12.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt, abfallend. Kronblätter schmal, klein, gelblich. Staubblätter einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, nach außen etwas vorgezogene Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 4b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, mit gestutzter, ringsum gleichmäßig ausgebildeten Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 4a) ein seitlich flachgedrücktes, verkehrt-eilanzettliches, oben abgerundetes, gegen die Basis keilig verschmälertes Schötchen; Klappen kahnförmig, gekielt. Scheidewand schmal. Samen zahlreich. Keimling unbekannt. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig.

Einjähriges dicht behaartes Kraut mit fiederteiligen Blättern und im unteren Teile deckblätteriger Traube. Chile.

Steht der vorigen Gattung gewiß sehr nahe, unterscheidet sich von derselben aber durch die stärker zusammengedrückte Frucht und die abfälligen Kelchblätter.

205. **Lesquerella.**

Watson in Proceed. of Amer. Acad. XXIII. 1888. p. 150.

Kelchblätter abstehend bis aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, mit eiförmiger Platte, gelb. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine halbmondförmige, nach außen gegen die langen Staubblätter hin oft einen Fortsatz entsendende und meist paarweise zu einem Ring verschmolzene Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 6b). Fruchtknoten sitzend, Griffel lang, bleibend, mit scheibenförmiger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 6a) ein zweiklappig aufspringendes kugeliges oder eiförmiges Schötchen mit stark konkaven netzaderigen Klappen. Epidermiszellen der Scheidewand polygonal, mit welligen, oft verdickten Wänden (Taf. XII, Fig. 6d). Samen in jedem Fache mehrere, zweireihig, flach, oft berandet. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig.

Einjährige oder ausdauernde Pflanzen mit ganzrandigen oder buchtig gezähnten Blättern. Amerika.

Die hierher gehörigen Arten wurden, bis Watson die Gattung abtrennte, mit der zu den *Alyssinae* gehörigen Gattung *Vesicaria* vereint. Von dieser unterscheidet sie sich aber durch die anders gestaltete Narbe, die mit welligen Wänden versehenen Epidermiszellen des Septums und die andere Lokalisation der Myrosinzellen.

206. **Sphaerocardamum.**

Schauer in Linnaea. XX. 1847. p. 720.

Kelchblätter nicht gesackt. Kronblätter schmal, weiß oder gelblichweiß. Staubfäden einfach, frei. Fruchtknoten sitzend, Griffel verlängert, bleibend. Frucht ein fast kugeliges Schötchen mit stark konvexen, undeutlich einnervigen Klappen. Scheidewand nicht durchbrochen. In jedem Fach zwei an sehr kurzem Funiculus hängende Samen. Keimblätter flach, mit am Rücken anliegendem Würzelchen. Kleines, ein- bis zweijähriges, aufrechtes, ästiges, grau behaartes Kraut, mit lineal-lanzettlichen, ganzrandigen oder ausgeschweift gezähnelten Blättern. Mexiko.

Eine ungenügend bekannte, von mir nicht gesehene Gattung, die aber nach ihren Charakteren wohl zweifellos mit *Lesquerella* zunächst verwandt ist.

207. **Stenonema.**

Hooker in Bentham et Hooker, Genera plant. I. 1862. p. 75.

Kelchblätter nicht gesackt. Kronblätter groß, gelb. Staubfäden einfach, frei. Frucht ein eiförmiges, vom Rücken flach gedrücktes Schötchen, Klappen flach, Septum dünnhäutig. In jedem Fruchtfach ungefähr acht zweireihig angeordnete, an fädlichem Funiculus hängende Samen. Ästiges, am Grunde holziges Kraut

mit ganzrandigen, etwas fleischigen Blättern und in dickblätterigen Trauben stehenden, nickenden Blüten. Neu-Granada.

Von mir ebenfalls nicht gesehen. Nach der von Hooker fil., Icon. I. 692 gegebenen Abbildung scheint die Pflanze wenigstens dem Habitus nach mit *Lesquerella* nahe verwandt, und wäre von dieser Gattung hauptsächlich durch die flachgedrückten Früchte verschieden, doch wäre es auch nicht unmöglich, daß die Gattung zu den *Drabinae* gehört.

208. **Physaria.**

A. Gray, Gen. Illustr. I. 1848. p. 162.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter genagelt, gelb. Staubblätter einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine fast ringförmige, außen offene und seitlich gegen die langen Staubblätter zu je einen kurzen Fortsatz entsendende Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 7b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, bleibend, mit fast kugeliger Narbe. Schötchen (Taf. XII, Fig. 7a) zweiknotig, mit ganz schmaler Scheidewand und fast eiförmigen, gedunsenen, netzaderigen Klappen, an der Scheidewand tief eingezogen und unten sowie besonders oben tief ausgebuchtet. Epidermiszellen des Septums mit welligen Wänden. Fruchtfächer mehrsamig, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig, Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig. Ausdauernde Pflanze mit rosettigen, spateligenden Grundblättern. Nordamerika.

Ist ebenfalls mit *Lesquerella*, mit welcher Gattung (bez. mit *Vesicaria*) sie von Baillon sogar vereinigt wird, nahe verwandt,

209. **Nothothlaspi.**

Hook. fil., in Bentham et Hooker, Genera plant. I. 1862. p. 90.

Kelchblätter fast aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter spatelig, weiß. Staubblätter einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter eine halbmondförmige bis fast ringförmige, außen offene Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 8b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, bleibend. Narbe kugelig. Frucht (Taf. XII, Fig. 8a) ein längliches bis verkehrt-ei- oder verkehrt-herzförmiges, seitlich flachgedrücktes Schötchen. Klappen desselben gekielt und besonders vorn breit geflügelt. Samen sehr zahlreich, klein, an horizontalen, fädlichen Samensträngen. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Haare einfach. Ausdauernde kleine Pflanze mit rosettig angeordneten spateligen, gezähnten Blättern. Neu-Seeland.

Diese Gattung wird von Prantl (2) in die Gruppe der *Thelypodieae* und an die Spitze des gesamten Cruciferensystems gestellt. Was ihn dazu veranlaßt hat, ist mir unbegreiflich. Prantl kann doch in dieser Pflanze mit so hochgradig spezialisierter Frucht und so hochgradigen, vegetativen Anpassungsmerkmalen nicht für die Stammform oder zum mindesten für die ursprünglichste Form unter den Cruciferen gehalten haben. Die

Pflanze ist überhaupt ganz gewiß nicht mit den *Thelypodieae* verwandt, sondern nimmt eine ziemlich isolierte Stellung innerhalb der Cruciferen ein. Am natürlichsten findet sie noch ihren Platz unter den *Physariinae*, und dürfte wohl, wenn auch nicht direkt, von *Mancoa* und *Agallis* abzuleiten sein.

210. **Dityrea.**

Harvey in Hookers Journ. IV. 1845. p. 77. T. 5.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter linealspatelig, weiß oder purpurn. Griffel sehr kurz. Frucht (Taf. XII, Fig. 29a) seitlich flachgedrückt, am Rande etwas verdickt, oben und unten tief ausgerandet. In jedem Fach ein flacher Same. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Kräuter mit buchtig gezähnten bis fiederspaltigen Blättern. Westliches Nordamerika.

Diese mir unbekannte Gattung wird von Prantl (2) zu den *Physariinae* gestellt, was wahrscheinlich richtig sein dürfte. Baillon vereinigt *Dithyrea* mit *Biscutella,* was wohl sicher ganz ungerechtfertigt ist. Hingegen wäre es nicht ganz ausgeschlossen, daß die Pflanze zu den *Cremolobeae* in die Nähe von *Cremolobus* zu stellen wäre.

3. Subtribus: *Stenopetalinae.*

Hayek, hoc loco.

Seitliche Honigdrüsen paarig, klein, oft innen oder außen miteinander verschmolzen. Kronblätter bandförmig lineal. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Griffel ungeteilt.

211. **Stenopetalum.**

Rob. Brown in De Candolle, Regni veg. Syst. nat. II. 1821. p. 213.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter schmal lineal, fast bandförmig, an der Spitze oft spiralig gedreht, orangerot, selten weiß (Taf. XII, Fig. 10d). Staubblätter einfach, frei, Antheren oft gedreht. An der Innenseite der kurzen Staubblätter ein Paar schmaler Honigdrüsen, die sich an der Innenseite berühren oder zu einer einzigen zweilappigen Drüse verschmelzen (Taf. XII, Fig. 9b). Fruchtknoten sitzend oder auf sehr kurzem Gynophor, Griffel kurz, Narbe scheibenförmig. Frucht (Taf. XII, Fig. 9a, 10a) kurz, lineal bis kugelig, mit konvexen, nervenlosen oder einnervigen Klappen, aufspringend, Septum mit polygonalen Epidermiszellen mit welligen Wänden. Samen in jedem Fache zahlreich, zweireihig, an dünnem freiem Funiculus; Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig mit oft verschobenem Würzelchen. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare fehlend. Einjährige kahle Kräuter mit rutenförmigen Ästen und linealen ganzen oder fiederspaltigen Blättern. Australien.

Eine ebenfalls ziemlich isoliert stehende Gattung von eigenartigem Habitus, die zu keiner der bisher besprochenen Gattungen näher verwandt ist und Beziehungen zu gewissen *Thelypodieae (Streptanthus)* zeigt. Doch weicht sie von diesen wieder durch die stark reduzierten Honigdrüsen weit ab. Die Gattung dürfte sich gleich *Menkea, Tropidocarpon* etc. selbständig aus zu den *Thelypodieae* gehörigen Formen entwickelt haben.

4. Subtribus: *Lyrocarpinae.*

Hayek, hoc loco.

Seitliche Honigdrüsen paarig, klein, oft miteinander vereint. Kronblätter bandförmig lineal. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Griffel zweiteilig.

212. **Lyrocarpa.**

Harvey in Hookers Journ. IV. T. 4. 1845. p. 76.

Kelchblätter verlängert, eng zusammenschließend, die seitlichen am Grunde leicht gesackt. Kronblätter lang genagelt, mit bandförmig linealer oft gedrehter Spreite (Taf. XII, Fig. 11d), Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine lineale Honigdrüse, die an der Außenseite sich paarweise berühren (Taf. XII, Fig. 11b). Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, zweispaltig, mit über den Medianen der Fruchtblätter stehenden, oberseits die Narben tragenden Ästen. Frucht (Taf. XII, Fig. 11a) verkehrt-herz- bis geigenförmig, seitlich flachgedrückt, vorn tief ausgerandet, zweiklappig aufspringend, mit kahnförmigen, vorn geflügelten Klappen. Samen in jedem Fache zahlreich an dünnem freiem Funiculus, fast kreisrund, schmal geflügelt. Keimblätter flach, Keimling seitenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig.

Einjährige ästige Kräuter mit fiederteiligen Blättern. Kalifornien.

Steht ebenfalls ziemlich isoliert. Die Gestalt der Honigdrüsen und insbesondere die schmal linealen Petalen erinnern an *Stenopetalum,* doch spricht gegen eine nähere Verwandtschaft mit dieser Gattung, abgesehen von der ganz anders gestalteten Frucht und dem zweispaltigen Griffel auch die ganz andere geographische Verbreitung. Wahrscheinlich stellt *Lyrocarpa* einen von den *Physariinae* abgeleiteten Typus dar, ist aber durch die schmalen Petalen und die eigenartige, sonst meines Wissens innerhalb der Cruciferen sich nirgends wieder findende Form des Griffels sehr ausgezeichnet.

5. Subtribus: *Schizopetalinae.*

Prantl in Engler u. Prantl Nat. Pflanzenf. III. 1890. 2. p. 154. pro parte.

Seitliche Honigdrüsen auf an der Basis der Petalen stehende aufrechte Schüppchen reduziert. Frucht lineal. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig. Petalen nicht bandförmig lineal.

213. **Mathewsia.**

Hooker, Botan. Miscell. III. 1833. T. 96. p. 140.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt, gekielt. Kronblätter lang genagelt, groß, gelb, ungeteilt. Staubblätter einfach, frei. Am Grunde jedes Kronblattes, zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter, je eine schüppchenförmige Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 12 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, mit breiter ringsum gleichmäßig ausgebildeter, fast kugeliger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 12 a) eine elliptische oder lanzettliche, vom Rücken flachgedrückte Schote mit flachen, netzaderigen und mit Mittelnerv versehenen Klappen. Epidermiszellen der Scheidewand polygonal mit geraden Wänden. Samen zahlreich, in jedem Fache zweireihig, unberandet, Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig.

Graufilzige Halbsträucher mit ganzen oder fiederteiligen Blättern. Anden von Südamerika.

Dürfte vielleicht mit *Mankoa* in verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen sein.

Die schon von Baillon und Prantl eingezogene Gattung *Machairophorus* Schlechtendal in Linnaea XXVIII. (1865) p. 469 ist von *Mathewsia* nicht zu trennen.

214. **Schizopetalum.**

Sims, Botan. Magazine. 1822. T. 2379.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter weiß oder purpurn, lang genagelt, mit länglicher fiederspaltiger Platte (Taf. XII, Fig. 13 d). Staubblätter einfach, frei. An der Basis jedes Kronblattes zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine schüppchenförmige, oft fast pfriemliche Honigdrüse, im ganzen daher vier Drüsen vorhanden (und nicht sechs wie Baillon angibt). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, an der Spitze zweilappig mit über den Medianen der Fruchtblätter stehenden, aufrechten, auf der Oberseite die Narbe tragenden Lappen. Frucht (Taf. XII, Fig. 13a) eine lineale vom Rücken mehr oder minder zusammengedrückte, durch die Samen meist höckerige Schote, Klappen längsnervig. Epidermiszellen des Septums unregelmäßig polygonal mit geraden Wänden. Samen zahlreich, ein- bis zweireihig, Keimblätter flach, ungeteilt, oder 2—3 lappig mit spiralig gedrehten und miteinander verflochtenen Abschnitten und am Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen aus Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig.

Einjährige ästige oder einfache Kräuter mit meist fiederspaltigen Blättern in deckblätterigen Trauben stehenden Blüten. Chile.

Ist zweifellos mit *Mathewsia* nahe verwandt.

215. **Stanfordia.**

Watson in Bot. Californ. 1888. II. p. 479.

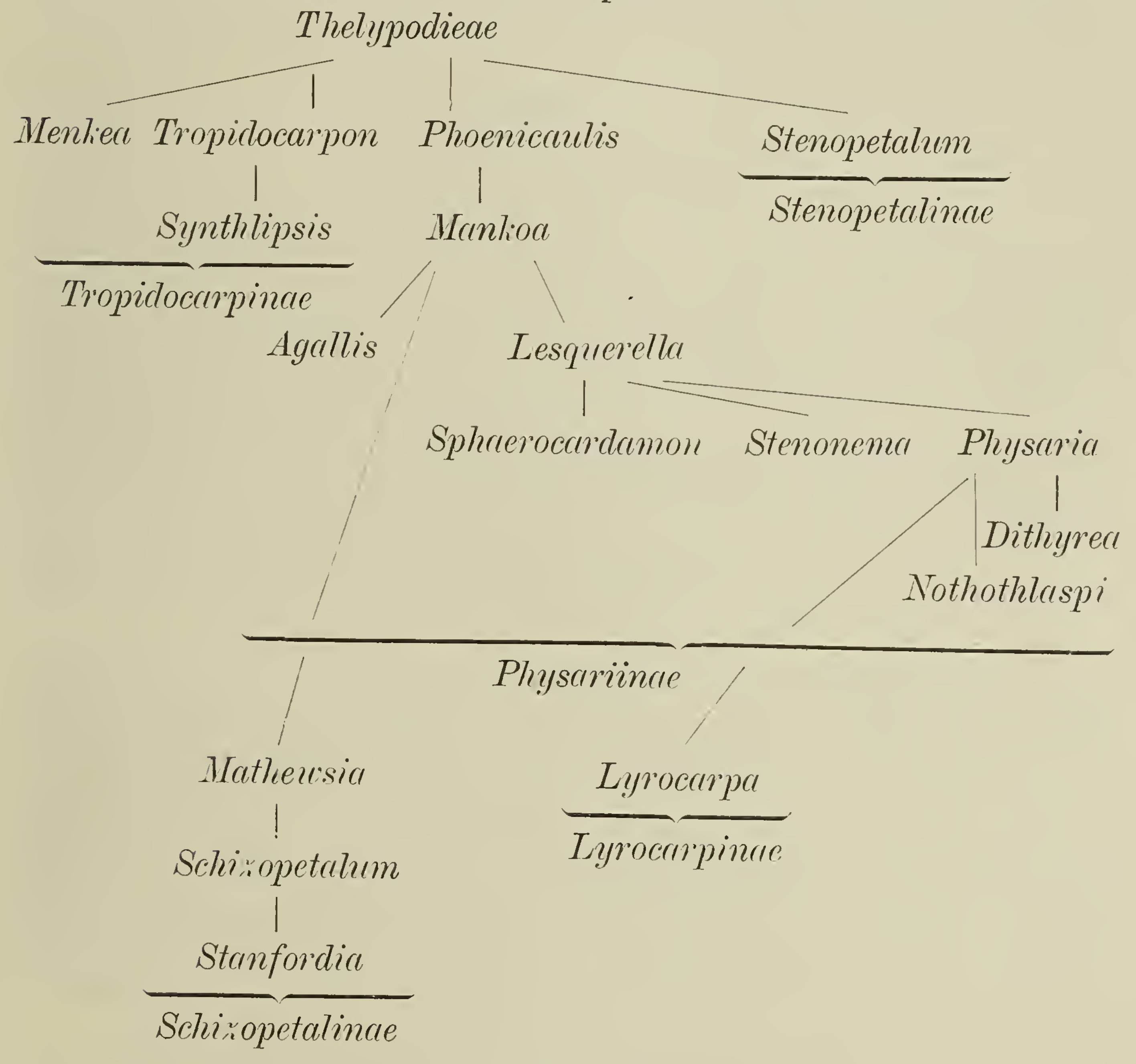
Kelchblätter aufrecht, gekielt, purpurn, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter eingeschlossen, wellig, vorn ver-

schmälert, Griffel kurz, zweilappig. Frucht lineal, seitlich flachgedrückt, mit gekielten einnervigen Klappen. Samen zahlreich, zweireihig. Keimblätter dreiteilig, Keimling rückenwurzelig.

Einjähriges aufrechtes, fast kahles Kraut mit gezähnten Blättern.

Eine ungenügeud bekannte, von mir nicht gesehene Gattung, deren Zugehörigkeit zu den *Schizopetalinae* wegen des zweispaltigen Griffels, und der dreilappigen Keimblätter sehr wahrscheinlich ist.

Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen der *Schizopetaleae* untereinander.



7. Tribus: Pringleeae.

Hayek, hoc loco.

Zu beiden Seiten jedes kurzen Staubblattes sowie außen vor jedem längeren Staubblattpaar je eine kleine Honigdrüse. Narbe kugelig, ringsum gleichmäßig entwickelt. Fruchtknoten sitzend. Frucht eine stielrunde Schote ohne Scheidewand. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare einfach.

Die einzige in diese Tribus gehörige Gattung *Pringlea* wird von Prantl zu den *Thelypodieae* gestellt. Eine Verwandtschaft der Gattung mit dieser Tribus besteht zweifellos, doch weicht

Pringlea durch so zahlreiche, meist auf Reduktionsvorgänge zurückzuführende Merkmale doch von den übrigen Gattungen dieser Tribus so weit ab, daß ihre selbständige Stellung wohl gerechtfertigt scheint. Wir dürfen in *Pringlea* gewiß einen sehr alten Typus erblicken, der sich schon frühzeitig von den Thelypodieen abgespalten hat und sich dann, gewiß auch unter dem Einfluß der geographischen Isolierung, selbständig weiter entwickelt hat. Die Gattung weicht heute von den *Thelypodiae* vor allem durch die stark reduzierten Honigdrüsen, das mangelnde Gynophor und noch durch eine Reihe sekundärer Merkmale, wie fehlende Petalen und rudimentäres oder fehlendes Septum, sehr wesentlich ab.

216. **Pringlea.**

Andersson in Hook. fil., Flora antarctica. II. 1845. T. 90, 91. p. 238.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter fehlend. Staubblätter einfach, frei. Zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter sowie außen vor jedem längeren Staubblattpaare je eine kleine dreieckige Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 19b). Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz, mit großer kugeliger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 19a) eine länglich-zylindrische Schote ohne oder mit rudimentärer Scheidewand, ihre Klappen stark gewölbt, mit Mittelnerv. Samen zahlreich, eiförmig, mit außen fleischig-schwammiger Testa. Keimblätter dick, flach, mit seitlich anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen (nach Mardner) ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare einfach.

Große ausdauernde Staude mit derbem kriechendem Rhizom, keilig-rundlichen, dichte Rosetten bildenden Blättern, einfachem Schaft und in dichten Trauben stehenden Blüten. Kerguelen.

Ob die von Mardner (s. Taf. 1, Fig. 6) abgebildeten, Eiweißreaktion gebenden, im Xylem der Gefäßbündel gelegenen Zellen tatsächlich auch Myrosinschläuche darstellen, wie der Autor meint, wage ich nicht zu entscheiden. Das mir vorliegende Material ist viel zu alt, um diesbezügliche Untersuchungen anstellen zu können.

8. Tribus: Heliophileae.

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 696.

An der Basis der kurzen Staubblätter je eine nieren- bis hufeisenförmige, innen oder außen offene Honigdrüse. Narbe mehr oder minder kugelig, ringsum gleich entwickelt, auf ungeteiltem Griffel. Frucht eine lineale Schote oder ein Schötchen, seltener einsamig und geschlossen bleibend. Keimblätter lang, der Quere nach gefaltet oder spiralig eingerollt, mit am Rücken aufliegendem Würzelchen. Myrosinzellen chlorophyllfrei, ans Leptom der Leitbündel gebunden.

Eine ganz isoliertstehende, ausschließlich auf Südafrika beschränkte Gruppe, die insbesondere durch die eigentümliche Lage

des Keimlings und die rundum gleichmäßig ausgebildete Narbe gut charakterisiert ist. Die Gruppe dürfte direkt auf die *Thelypodieae* zurückzuführen sein und sich schon in sehr früher Zeit von derselben abgeschaltet haben und hat sich dann jedenfalls schon infolge der geographischen Isolierung selbständig weiter entwickelt.

217. **Heliophila.**

Linné, Spec. plant. Ed. 2. 1763. p. 926,
Gen. plant. Ed. 6. 1764. p. 340.
Trentepohlia Roth, Cat. nov. pl. spec. 325.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter kurz genagelt, groß, ungeteilt, weiß, gelb, rosenrot oder blau. Staubfäden einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine quer rechteckige, nach außen etwas konkave Honigdrüse. Fruchtknoten sitzend oder auf kurzem Gynophor. Griffel kurz, Narbe kugelig. Frucht eine zylindrische oder flache Schote (Taf. XII, Fig. 14a), oder ein flaches 1—2 samiges Schötchen (Taf. XII, Fig. 15a), meist zwischen den Samen eingeschnürt. Samen flach, oft ringsum geflügelt. Keimblätter doppelt quer gefaltet, mit am Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare einfach.

Einjährige Kräuter oder Halbsträucher mit ungeteilten oder fiederteiligen Blättern und lebhaft gefärbten Blüten. Südafrika.

218. **Carponema.**

Ecklon and Zeyher, Enum. 1835. p. 8.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter keilig-verkehrt-eiförmig, blau oder purpurn. Die seitlichen Staubfäden an der Basis mit einem Zahn versehen, die medianen einfach. Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz, Narbe kugelig. Frucht (Taf. XII, Fig. 20a) lineal, beidendig verschmälert, zwischen den Samen eingeschnürt, mit Scheidewand und quergefächert, nicht aufspringend. Die einzelnen Fruchtfächer abwechselnd steril. Samen stielrund, länglich, unberandet. Keimblätter doppelt quer gefaltet, mit am Rücken anliegendem Würzelchen. Haare einfach.

Einjähriges, fast kahles Kraut mit linealen Blättern und hängenden Früchten.

Steht der vorigen Gattung sehr nahe, soll sich aber nach Sonder durch den abweichenden Fruchtbau unterscheiden. Ich sah nur sehr dürftiges Material und kann daher nicht beurteilen, ob diese angeblichen Unterschiede wirklich konstant sind.

219. **Brachycarpaea.**

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 698.

Kelchblätter abstehend oder aufrecht, nicht gesackt, bleibend. Kronblätter keilig-länglich, groß, gelb oder purpurn. Staubblätter einfach, frei. An der Innenseite der kurzen Staubblätter je eine

schmale halbmondförmige Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 16 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel kurz mit kugeliger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 16 a) nicht aufspringend, kurz, zweiknotig, oben ausgerandet. Klappen halbkugelig, gekörnelt rauh, berandet. Griffel zur Fruchtzeit kurz und dick. Samen in jedem Fach einzeln an kurzem Funiculus hängend. Keimblätter spiralig eingerollt, mit dem Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare fehlend.

Kahle Halbsträucher mit rutenförmigen Ästen, ganzrandigen, lanzettlichen Blättern und verlängerten Blütentrauben. Kap.

Weicht von *Heliophila* im Fruchtbau ziemlich wesentlich ab und erinnert diesbezüglich lebhaft an *Coronopus*, stimmt aber im Blütenbau und in den vegetativen Organen ganz mit *Heliophila* überein und ist zweifellos von dieser Gattung abzuleiten.

220. **Cycloptychis.**

Harvey et Sonder, Flora Capens. I. 1859. p. 34.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt, dreinervig. Kronblätter länglich-keilig, purpurn. Staubfäden einfach, frei, Antheren pfeilförmig. Honigdrüsen unbekannt. Fruchtknoten sitzend, Griffel pfriemlich, mit kleiner kugeliger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 17 a) nicht aufspringend, vom Rücken flachgedrückt, durch den kegeligen Griffel geschnäbelt, kreisrund, mit derber Scheidewand. Klappen fast flach, strahlig gerippt. In jedem Fruchtfach ein an kurzem Funiculus hängender Same. Keimblätter doppelt quer gefaltet, mit am Rücken anliegendem Würzelchen. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare fehlend.

Kräuter oder Halbsträucher mit rutenförmigen Ästen, linealen Blättern und lockeren Blütentrauben. Südafrika.

Zeigt in Bezug auf die Frucht eine andere Entwicklungsrichtung als vorige Gattung und ist jedenfalls direkt auf *Heliophila* zurückzuführen.

221. **Palmstruckia.**

Harvey et Sonder, Flora Capensis. I. 1859. p. 35.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt. Kronblätter keilig, weiß. Staubblätter einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter eine hufeisenförmige, innen offene, außen eingebuchtete Honigdrüse (Taf. XII, Fig. 18 b). Fruchtknoten sitzend, Griffel sehr kurz. Frucht (Taf. XII, Fig. 18 a) vom Rücken flachgedrückt, kreisrund, ohne Scheidewand, nicht aufspringend. Klappen derselben flach, mit schwachen Mittel- und Seitennerven. Samen einer, scheibenförmig, breit geflügelt. Keimblätter lineal, doppelt quergefaltet, mit am Rücken aufliegendem Würzelchen. Haare fehlend.

Ästiges Kraut mit fädlich-linealen Blättern und zarten verlängerten Fruchtstielen. Kap.

Zeigt unter allen Heliophileen die am stärksten abgeleitete Fruchtform, gehört aber zweifellos ebenfalls in diese Gruppe.

9. Tribus Cremolobeae.

(Prantl in Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. III. 2. p. 154, 157, als Subtribus der *Thelypodieae)*, Hayek hoc loco.

Mediane und laterale Honigdrüse zu einem geschlossenen Ring verschmolzen. Fruchtknoten auf deutlichem, wenn auch oft kurzem Gynophor. Narbe ringsum gleichmäßig entwickelt, oder der Griffel über den Medianen der Fruchtblätter verbreitert. Frucht mit einem Samen in jedem Fach, mit sehr schmalem Septum, in zwei einsamige Teilfrüchte zerfallend; Fruchtklappen entweder von der Seite oder vom Rücken (senkrecht auf die Scheidewand) zusammengedrückt. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach.

Eine eigentümliche Gruppe. Während die Ausbildung der Honigdrüsen, das Vorhandensein eines Gynophors und die Gestalt der Narbe durchwegs auf eine niedrigere Entwicklungsstufe hinweisen und sehr ursprüngliche Verhältnisse zeigen, ist der Fruchtbau bei den hierher gehörigen Gattungen in einer Weise spezialisiert und kompliziert, wie er seinesgleichen kaum in der ganzen Familie findet. Im blühenden Zustande erinnern einzelne Gattungen wie z. B. *Menonvillea* lebhaft an gewisse *Thelypodieae,* der Fruchtbau ist aber ein ganz anderer. Wir haben es bei der Tribus der *Cremolobeae* zweifellos mit einer sehr alten Gruppe zu tun, die gewiß von den *Thelypodieae* direkt abzuleiten ist. Während sie nun in Bezug auf Blütenbau etc. auf einer tiefen Entwicklungsstufe stehen blieb, hat sie in Bezug auf den Fruchtbau, unter Anpassung an die Verbreitung der Teilfrüchtchen durch den Wind, sich ganz selbständig weiter entwickelt.

222. Urbanodoxa.

Muschler in Englers Bot. Jahrb. XL. 1901. p. 270.

Kelchblätter aufrecht, leicht konkav, nicht gesackt. Kronblätter deutlich genagelt. Seitliche und mediane Honigdrüsen vorhanden, die medianen zwischen den beiden Staubblättern jedes längeren Paares, kleiner als die seitlichen. Frucht (Taf. XII, Fig. 24a) in zwei Teilfrüchtchen zerfallend, stark seitlich zusammengedrückt, herzförmig, unten ausgerandet, mit bleibendem Griffel; Teilfrüchtchen dreieckig-eiförmig, nur an der Spitze dem Replum anhaftend, gekielt, nicht geflügelt.

Krautige Pflanzen mit ungeteilten Blättern und traubigen Blütenständen. Peru.

Zeigt unter den *Cremolobeae* noch die verhältnismäßig am einfachsten gebauten Früchte. Die nahe Verwandtschaft mit *Cremolobus* ist zweifellos.

223. Cremolobus.

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 418.

Kelchblätter aufrecht, nicht gesackt, kurz. Kronenblätter genagelt, gelb oder weiß. Staubblätter einfach, frei. An der Basis

der kurzen Staubblätter je eine ringförmige Honigdrüse, die mit den lateralen breit verbunden ist. Fruchtknoten auf bis 5 mm langem Gynophor. Griffel verschieden lang gestielt, mit großer kopfiger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 27a) in zwei Teilfrüchtchen zerfallend, von der Seite flachgedrückt, mit ganz schmaler Scheidewand, oben und unten tief ausgerandet. Teilfrüchtchen fast kreisförmig, mit kurzer Anheftungsstelle, ganz flach, einsamig, breit häutig geflügelt. Samen absteigend, ungeflügelt. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach.

Kräuter, Sträucher oder Halbsträucher mit oft gegenständigen ganzen oder fiederspaltigen Blättern. Anden von Südamerika.

Ist mit voriger Gattung nah verwandt und zeigt gleich dieser verhältnismäßig einfach gebaute Früchte, die lebhaft an *Biscutella* erinnern, ist aber im Habitus sehr auffallend.

224. **Menonvillea.**

De Candolle, Regni veg. Systema nat. II. 1821. p. 419.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter lineal, weiß oder rot. Staubblätter einfach, frei. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige, innen offene Honigdrüse, die mit den medianen zu einem Ring verschmolzen sind[1]) (Taf. XII, Fig. 26b). Fruchtknoten auf kurzem Gynophor, Griffel kegelig, lang, mit großer kugeliger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 26a) in zwei Teilfrüchte zerfallend, mit ganz schmaler Scheidewand. Teilfrüchtchen vom Rücken her, senkrecht auf die lineale Scheidewand, zusammengedrückt, im Umriß breit elliptisch, seitlich rundum geflügelt. Die ganze Frucht also aus zwei nur an der Stelle des Septums einander berührenden, parallel gestellten Hälften bestehend. In jeder Teilfrucht ein Same. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare fehlend.

Aufrechte Kräuter oder Halbsträucher mit linealen Stengelblättern und in verlängerten Trauben stehenden Blüten.

225. **Hexaptera.**

Hooker, Botan. Miscell. I. 1830. T. 72—74. p. 350.

Kelchblätter aufrecht, kurz, die seitlichen am Grunde schwach gesackt. Kronblätter weiß, gegen die Basis keilig verschmälert. Staubblätter einfach, frei, oder die medianen paarweise miteinander verwachsen. An der Basis der kurzen Staubblätter je eine ringförmige innen etwas offene Honigdrüse, die mit den medianen zu einem geschlossenen Ringe breit verbunden sind (Taf. XII, Fig. 30b). Fruchtknoten auf kurzem Gynophor, Griffel verlängert, mit kugeliger Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 30a) in zwei Teilfrüchtchen zerfallend, mit linealer Scheidewand, seitlich zusammen-

[1]) Nach Prantl (2) sind die Honigdrüsen aufrecht, schuppenförmig. Das trifft wohl bei *Mathewsia* und *Schizopetalum* zu, aber nicht bei *Menonvillea*.

gedrückt, oben und unten tief ausgerandet, breit häutig geflügelt, jedes Teilfrüchtchen an der Insertion an der Scheidewand jederseits mit einem seitlichen Flügel, die ganze Frucht also sechsflügelig. In jedem Fruchtfach ein Same. Keimblätter flach, Keimling rückenwurzelig. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach.

Kräuter oder Halbsträucher mit ungeteilten oder fiederspaltigen Blättern und traubigen Blütenständen. Chile.

Ist sowohl mit *Cremolobus* als auch mit *Menonvillea* verwandt; von ersterer Gattung unterscheidet sie sich durch die seitlichen Flügel der Fruchthälften, von letzterer durch die auch am Rücken breit geflügelte Frucht.

226. Decaptera.

Turczaninow in Bull. soc nat. Moscou. XIX. 1846. 2. p. 497.

Kelchblätter nicht gesackt. Staubblätter einfach. Frucht in zwei Teilfrüchtchen zerfallend, mit sehr schmaler Scheidewand, die Teilfrüchtchen von der Spitze des Griffels herabhängend, an der Fugenseite flach, am Rücken mit fünf Flügeln; Griffel kurz, Narbe kugelig. In jedem Fruchtfach ein Same mit flachen Keimblättern.

Ausdauerndes, vielstengeliges, zottiges Kraut mit langgestielten keilig-dreispaltigen Blättern. Chile.

Von mir nicht gesehen, gehört aber jedenfalls in die Verwandtschaft der vorigen Gattung, von der sie sich durch ein weiteres Flügelpaar zwischen den dorsalen und den lateralen Flügeln unterscheidet.

9. Tribus: Chamireae.

(Prantl in Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. III. 1892. 2. p. 154, 158 als Subtribus der *Thelypodieae*), Hayek, hoc loco.

An der Außenseite der kurzen Staubblätter, sowie vor jedem längeren Staubblattpaar je eine Honigdrüse. Narbe ringsum gleichmäßig ausgebildet. Frucht mit nicht bis zur Spitze reichenden Klappen, geschnäbelt. Keimblätter längsgefaltet mit nochmals eingeschlagenen Seitenrändern und in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinzellen unbekannt. Haare einfach.

Diese Gruppe umfaßt die einzige, schon durch ihren absonderlichen Habitus sehr auffallende südafrikanische Gattung *Chamira*. Sie wurde früher vielfach, hauptsächlich wohl auf Grund des Verbreitungsmomentes, in Beziehungen zu den Heliophileen gebracht, wogegen sich aber schon Sonder ausgesprochen hat. Tatsächlich nimmt die Gattung durch ihre vegetativen Merkmale, die unter den Cruciferen einzig dastehende Keimlingslage, die Gestalt der Honigdrüsen und den Fruchtbau eine ganz isolierte Stellung unter den Cruciferen ein und ist mit vollem Recht als der Vertreter einer eigenen Tribus anzusehen. Wenn aber irgendwelche verwandtschaftliche Beziehungen zu irgend einer anderen Gruppe der Cruciferen bestehen, so sind diese meines Erachtens einzig bei den Brassiceen zu suchen. Darauf weist sowohl der Fruchtbau mit den

wie bei den Brassiceen nicht bis zur Spitze der Frucht reichenden Klappen als auch die Lage des Keimlings mit den längsgefalteten Cotyledonen hin. Bei *Chamira* sind letztere allerdings am Rande noch einmal eingeschlagen, doch läßt sich wohl dieses Verhalten ganz gut aus einem Brassiceenkeimling ableiten. Mit den Heliophileen hat *Chamira* rein gar keine Merkmale gemeinsam.

227. **Chamira.**

Thunberg, Nova genera. II. 1782. p. 48.

Kelchblätter aufrecht, die seitlichen am Grunde gesackt. Kronblätter schmal, keilig, weiß. Staubfäden einfach, frei. An der Basis jedes kurzen Staubblattes je eine fast kreisförmige, innen offene Honigdrüse, ferner je eine kleine Drüse vor jedem langen Staubblattpaare (Taf. XII, Fig. 31b). Fruchtknoten auf ganz kurzem Stielchen, Griffel pfriemlich mit kleiner Narbe. Frucht (Taf. XII, Fig. 31a) zweiklappig aufspringend, länglich, gegen die Basis allmählich verschmälert, oben in den kegeligen Griffel übergehend, mit flachen, etwas längsstreifigen, nicht bis zur Spitze der Frucht reichenden Klappen. Samen einreihig, eiförmig, Keimblätter längsgefaltet mit nochmals eingeschlagenen Seitenrändern und in der Rinne liegendem Würzelchen. Myrosinzellen am Herbarmaterial nicht nachweisbar. Haare fehlend. Einjähriges, unverzweigtes, kahles Kraut, die untersten Blätter (Cotyledonen?) groß, sitzend, fast gegenständig, trapez- bis nierenförmig, die oberen herzförmig, gestielt, abwechselnd. Blüten in lockerer, einfacherer Traube. Südwestafrika.

Gattungen unsicherer Stellung.

228. **Odontocyclus.**

Turczaninow in Ledebour, Flora rossica. I. 1841. p. 756.

Kelchblätter nicht gesackt. Kronblätter ausgerandet, weiß. Staubfäden an der Basis verbreitert, ungezähnt. Schote sitzend, kreisförmig, mit flachen, nicht gekielten, am Rande gezähnten Klappen, mit eingeschlossenem Replum. Samen in jedem Fache 2—3, unberandet. Die ganze Pflanze mit Ausnahme der Kronblätter und Schoten von abstehenden, einfachen und ästigen langen Haaren besetzt. Stengelblätter keilig-rhombisch, an der Spitze unregelmäßig gezähnt, sitzend. Blütentrauben zahlreich, achsel- und endständig, vielblütig, deckblattlos. Fruchtstiele 2—3mal so lang als die Frucht. Kurilen.

Scheint zu den *Alyssinae* zu gehören. Wird von Prantl (2) zu *Draba* gezogen, ob mit Recht?

Darstellung der verwandtschaftl. Beziehungen der Subtribus u. Tribus der *Cruciferae* untereinander.

Thelypodieae

Stenopetalinae *Tropido-carpinae* *Physariinae* *Pringleae* *Heliophileae* *Cremolobeae*

Lyrocarpinae *Schizopetalinae*

Schizopetaleae

Sisymbriinae

Erysiminae

Cardamininae

Arabidinae

Parlatoriinae

Buniadinae *Isatidinae*

Arabideae

Hesperidinae

Brayinae

Lunariinae *Euclidiinae*

Alyssinae

Drabinae

Alysseae

Lepidiinae

Iberidinae *Subulariinae*

Thlaspidinae

Capsellinae

Lepidieae

Brassicinae

Rapistrinae *Vellinae* *Savignyiinae*

Moricandinae

Brassiceae

Chamireae

229. Geococcus.

J. Drummond in Harvey, New gen. of West-austral. pl. in Hook. Journ. VII. 1855. p. 52.

Kelchblätter abstehend, nicht gesackt. Kronblätter sehr klein, weiß, Schote länglich, stumpf, etwas zusammengedrückt, mit geaderten Klappen, Replum breit, Septum?. Narbe einfach, sitzend, Samen undeutlich, zweireihig, wenig zahlreich, länglich, unberandet, an langem Funiculus. Niedriges, ausgebreitetes, kahles Kraut mit nur grundständigen, fast häutigen, sternhaarigen Blättern, fast sitzende Blüten. Südwest-Australien.

Vielleicht zu den *Schizopetaleae.*

230. Pachycladon.

Hooker f., Handb. of New-Zealand-Flora. 1861. p. 724.

Staubfäden frei, zahnlos. Schote elliptisch oder lineal-länglich, mit gekielten, kahnförmigen, ungeflügelten Klappen. Septum unvollständig. Griffel sehr kurz, Narbe kopfig, zweilappig. Fruchtfächer 3—5 samig. Samen verkehrt-eiförmig, an kurzem Funiculus, Keimling rückenwurzelig. Niederliegendes Kraut mit kurzem, dicken, von Blattnarben bedecktem Stamm, zahlreichen, aus dem Stamm unter den Blättern entspringenden 3—5 blütigen Ästen.

231. Coelonema.

Maximowicz in Bullet. de l'Acad. St. Petersb. XXVI. 1880. p. 423.

Kelchblätter abstehend. Kronblätter gelb. Staubfäden am Grunde verbreitert, hohl. Frucht seitlich zusammengedrückt, nicht aufspringend, mit abstehender Außenschicht. Griffel kurz, mit gestutzter Narbe Klappen der Frucht nicht geflügelt, einnervig, in jedem Fach 5—6 Samen. Niedriges, halbstrauchiges Kraut mit rosettigen Blättern. Haare einfach oder gegabelt. Untere Blüten mit Deckblättern. China, Prov. Kansu.

Kurze Übersicht über das System.

I. Tribus: Thelypodieae.

Frucht eine lineare Schote auf verlängertem oder kurzem, selten ganz fehlendem Gynophor. Honigdrüsen sehr mächtig entwickelt, entweder mediane und laterale vorhanden und oft zu einem Ring verschmolzen, oder bloß laterale vorhanden und sehr groß. Narbe ringsum gleichmäßig entwickelt, selten schwach zweilappig. Myrosinzellen im Mesophyll. Keimblätter flach. Haare einfach oder fehlend.

Stanleya, Warea, Macropodium, Streptanthus, Euclisia, Microsemia, Schoenocrambe, Caulanthus, Thelypodium.

II. Tribus: Arabideae.

Frucht eine lineare Schote oder bei abgeleiteten Formen verschieden gestaltet. Mediane und laterale Honigdrüsen vorhanden und oft zu einem Ring verschmolzen, nur bei einigen abgeleiteten Formen die medianen fehlend. Gynophor fehlend, Narbe mehr oder minder zweilappig.

1. Subtribus: *Sisymbriinae.*

Frucht zweiklappig aufspringend. Laterale Honigdrüsen ringförmig, an der Außenseite geschlossen, mit den medianen zu einem Ring verbunden. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Keimblätter flach.

Blennodia?, Sisymbrium, Descurainia, Chamaeplium, Smelowskia, Chrysochamela, Alyssopsis, Redowskia, Eudema?

2. Subtribus: *Erysiminae.*

Frucht eine zweiklappig aufspringende Schote. Laterale Honigdrüsen an der Außenseite offen, mit den medianen zu einem Ring verschmolzen. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare ästig.

Erysimum, Syrenia, Greggia.

3. Subtribus: *Cardamininae.*

Frucht zweiklappig aufspringend mit oft flachen Klappen. Mediane und laterale Honigdrüsen vorhanden, die seitlichen oft innen oder außen offen; sehr selten die medianen fehlend. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Haare meist einfach.

Barbarea, Roripa, Armoracia, Nasturtium, Cardamine, Porphyrocodon, Dryopetalum, Leavenworthia, Loxostemon, Pseudovesicaria, Platyspermum, Cardaminopsis, Arabidopsis, Turritis.

4. Subtribus: *Arabidinae.*

Frucht eine lineale zweiklappig aufspringende Schote. Mediane und laterale Honigdrüsen vorhanden, oft zu einem Ring verbunden. Myrosinzellen im Mesophyll. Keimblätter flach.

Arabis, Aubrietia, Alliaria, Wasabia, Eutrema, Taphrospermum, Aphragmus.

5. Subtribus: *Parlatoriinae.*

Frucht verschieden gestaltet, meist kurz, schötchenförmig. Laterale Honigdrüsen ringförmig, mit den medianen breit verbunden. Keimblätter flach. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach.

Parlatoria, Physalidium, Graellsia, Sobolewskia.

6. Subtribus: *Isatidinae.*

Frucht schötchenförmig, meist von der Seite zusammengedrückt, nicht aufspringend, einsamig. Mediane und laterale Honigdrüsen zu einem geschlossenen Ring verschmolzen. Keimblätter flach. Myrosinzellen am Leptom der Gefäßbündel und im Mesophyll. Haare einfach oder fehlend.

Myagrum, Isatis, Pachypterygium, Texiera, Tauscheria, Sameraria.

7. Subtribus: *Buniadinae.*

Frucht nicht oder kaum aufspringend, meist ein vierkantiges Nüßchen mit holzig verdickter Fruchtwand darstellend. Mediane und laterale Honigdrüsen, meist zu einem Ring verschmolzen. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare einfach.

Ochthodium, Bunias, Boreava, Goldbachia, Schimpera, Spirorhynchus.

III. Tribus: Alysseae.

Frucht meist zweiklappig aufspringend, linear oder schötchenförmig, und dann meist vom Rücken zusammengedrückt. Epidermiszellen des Septums fast stets mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. Laterale Honigdrüsen paarweise an der Basis der kurzen Staubblätter, meist frei, mediane stets fehlend. Narbe deutlich zweilappig. Haare meist ästig.

1. Subtribus: *Hesperidinae.*

Frucht eine lineare aufspringende oder geschlossen bleibende Schote. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden.

Cheiranthus, Jodanthus, Hesperis, Clausia, Parrya, Atelanthera, Malcolmia, Eremobium, Cryptospora, Morettia, Matthiola, Diceratella, Parolinia, Notoceras, Tetracme, Tetracmidium.

2. Subtribus: *Brayinae.*

Frucht eine nicht flachgedrückte, aufspringende oder geschlossen bleibende Schote. Myrosinzellen im Mesophyll oder fehlend und in den Schließzellen reichlich Eiweiß vorhanden.

Braya, Pseudobraya, Englerocharis, Leptaleum, Fedschenkoa, Streptoloma, Lepidostemon, Dontostemon, Diptychocarpus, Chorispora, Sterigma, Anchonium, Zerdana, Trichochiton, Lonchophora, Pyramidium.

3. Subtribus: *Euclidiinae.*

Frucht ein verschieden gestaltetes, aber nicht vom Rücken flachgedrücktes Nüßchen. Myrosinzellen im Mesophyll oder die Schließzellen Myrosin führend.

Euclidium, Anastatica, Octoceras.

4. Subtribus: *Lunariinae.*

Frucht lineal bis rundlich, vom Rücken flachgedrückt. Epidermiszellen des Septums mit zahlreichen parallelen, in allen Zellen gleich gerichteten Teilungswänden. Myrosinzellen im Mesophyll. Haare oft einfach.

Christoleia, Farsetia, Citharolema, Ricotia, Selenia, Lunaria, Schlechteria.

5. Subtribus: *Alyssinae.*

Frucht schötchenförmig, aufspringend oder geschlossen bleibend, vom Rücken mehr oder weniger flachgedrückt oder mit aufgeblasenen Klappen. Epidermiszellen des Septums mit zahlreichen parallelen, aber in den einzelnen Zellen verschieden gerichteten Teilungswänden. Myrosinzellen im Mesophyll.

Fibigia, Berteroa, Lepidotrichum, Alyssum, Degenia, Ptilotrichum, Vesicaria, Bornmüllera, Straussiella, Physoptychis, Clastopus, Gamosepalum, Koniga, Clypeola, Athysanus, Thysanocarpus, Buchingera.

6. Subtribus: *Drabinae.*

Frucht ein vom Rücken zusammengedrücktes Schötchen. Epidermiszellen des Septums wellig, ohne parallele Teilungswände. Myrosinzellen im Mesophyll.

Schievereckia, Draba, Petrocallis.

IV. Tribus: Brassiceae.

Frucht verschieden gestaltet, mit einem deutlichen, oft mächtig entwickelten Schnabel, der bloß aus dem Replum mit Ausschluß der nicht bis zur Spitze reichenden Klappen gebildet wird. Laterale Honigdrüsen fast stets an der Innenseite der kurzen Staubblätter, meist auch mediane Drüsen außen vor den langen Staubblattpaaren vorhanden. Myrosinzellen im Mesophyll. Keimblätter meist rinnig längsgefaltet. Haare einfach. Epidermiszellen des Septums ohne parallele Teilungswände.

1. Subtribus: *Brassicinae.*

Frucht linear, nicht ausgesprochen quer zweigliederig. Samen kugelig. Mediane und laterale Honigdrüsen.

Diplotaxis, Sinapidendron, Ammosperma, Brassica, Sinapis, Eruca, Hirschfeldia, Rhynchosinapis.

2. Subtribus: *Raphaninae.*

Frucht quer in einen stets samenführenden Schnabel (Stylarglied) und in einen samenführenden oder leeren bis ganz reduzierten Klappenteil (Valvarglied) gegliedert.

Reboudia, Erucaria, Morisia, Guiaroa, Cordylocarpus, Otocarpus, Rapistrum, Ceratocnemum, Cakile, Crambe, Kremeria, Zilla, Calepina, Hemicrambe, Enarthrocarpus, Raphanus, Cossonia, Physorhynchus, Fortuynia.

3. Subtribus: *Vellinae.*

Frucht quer in einen leeren, flachgedrückten oder pfriemlichen Schnabel und einen kurzen samenführenden Klappenteil gegliedert. Samen kugelig.

Carrichtera, Vella, Boleum, Succovia, Psychine, Schouwia.

4. Subtribus: *Savignyinae.*

Frucht zweiklappig aufspringend, flachgedrückt, mit kurzem Schnabel. Samen flach, häutig berandet. Nur seitliche Honigdrüsen.

Euzomodendron, Henophyton, Savignya.

5. Subtribus: *Moricandiinae.*

Frucht zweiklappig aufspringend mit kurzem oder undeutlichem Schnabel. Same kugelig. Keimblätter nicht oder undeutlich längsgefaltet. Nur seitliche Honigdrüsen.

Conringia, Syrenopsis, Moricandia, Orychophragmus, Chalcanthus.

V. Tribus: Lepidieae.

Frucht mehr oder minder deutlich seitlich zusammengedrückt, mit meist gekielten oder geflügelten, selten nur gedunsenen Klappen. Narbe zweilappig, über den Placenten stärker entwickelt. Seitliche Honigdrüsen paarig, klein, frei, mediane klein oder fehlend. Keimblätter flach oder über der Ursprungsstelle quer geknickt.

1. Subtribus: *Lepidiinae.*

Mediane Honigdrüsen vorhanden. Keimblätter über der Urstelle quer geknickt. Myrosinzellen am Leptom der Gefäßbündel, daneben mitunter auch im Mesophyll.

Andrzeiovskia, Lepidium, Stroganowia, Hymenophysa, Cardaria, Coronopus, Stubendorffia, Biscutella, Megacarpaea, Winklera.

2. Subtribus: *Iberidinae.*

Mediane Honigdrüsen fehlend, laterale ohne seitlichen Fortsatz. Keimblätter flach. Myrosinzellen am Leptom der Gefäßbündel, daneben mitunter auch im Mesophyll.

Hutchinsia, Lachnocapsa, Iberis, Aethionema, Acanthocardamum, Brossardia, Tschihatschewia.

3. Subtribus: *Thlaspidinae.*

Mediane Honigdrüsen fehlend, laterale mit seitlichem Fortsatz. Myrosinzellen im Mesophyll.

Cochlearia, Kernera, Coluteocarpus, Didymophysa, Dilophia, Hemilophia, Dipoma, Jonopsidium, Eunomia, Thlaspi, Bivonaea, Teesdalea, Megadenia, Heldreichia, Peltaria, Pugionium.

4. Subtribus: *Capsellinae.*

Mediane Honigdrüsen fehlend, laterale mit seitlichem Fortsatz. Myrosinzellen am Leptom der Leitbündel. Haare ästig.
Camelina, Vogelia, Capsella.

5. Subtribus: *Subulariinae.*

Kelchblätter verwachsen. Fruchtknoten halb unterständig. Honigdrüsen als intrastaminaler Discusring ausgebildet.
Subularia.

VI. Tribus: Schizopetaleae.

Frucht zweiklappig aufspringend, verschieden gestaltet. Narbe ringsum gleichmäßig ausgebildet oder über den Medianen der Fruchtblätter stärker entwickelt. Mediane und laterale Drüsen oder erstere fehlend. Myrosinzellen am Leptom der Leitbündel. Haare ästig oder fehlend.

1. Subtribus: *Tropidocarpinae.*

Mediane und laterale Honigdrüsen. Frucht mit gewölbten oder gekielten Klappen.
Menkea, Synthlipsis, Tropidocarpon.

2. Subtribus: *Physariinae.*

Nur seitliche Honigdrüsen, diese nicht schuppenförmig. Frucht mit gewölbten bis gekielten Klappen. Kronblätter nicht bandförmig lineal.
Phoenicaulis, Mancoa, Agallis, Lesquerella, Sphaerocardamum, Stenonema, Physaria, Nothothlaspi, Dithyrea.

3. Subtribus: *Stenopetalinae.*

Nur seitliche Honigdrüsen, diese nicht schuppenförmig. Kronblätter bandförmig lineal. Griffel ungeteilt.
Stenopetalum.

4. Subtribus: *Lyrocarpinae.*

Nur seitliche Honigdrüsen, diese nicht schuppenförmig. Kronblätter bandförmig lineal. Griffel zweispaltig.
Lyrocarpa.

5. Subtribus: *Schizopetalinae.*

Nur seitliche Honigdrüsen, diese schuppenförmig.
Mathewsia, Schizopetalum, Stanfordia.

VII. Tribus: Pringleeae.

Frucht eine stielrunde Schote ohne Scheidewand. Zwei Paar seitliche und je eine mediane Honigdrüse, klein, frei. Narbe kugelig. Myrosinzellen am Leptom der Leitbündel.
Pringlea.

VIII. Tribus: Heliophileae.

Frucht verschieden gestaltet. Nur seitliche Honigdrüsen. Narbe ringsum gleichmäßig ausgebildet. Myrosinzellen ans Leptom der Leitbündel gebunden. Keimblätter spiralig eingerollt oder doppelt quer gefaltet.

Heliophila, Carponema, Brachycarpaea, Cycloptychis, Palmstruckia.

IX. Tribus: Cremolobeae.

Frucht mit sehr schmalem Septum und oft noch mit Längsflügeln, mit einsamigen Fächern und meist deutlichem Gynophor. Narbe ringsum gleichmäßig ausgebildet oder über den Medianen der Fruchtblätter stärker entwickelt. Mediane und laterale Honigdrüsen zu einem geschlossenen Ring verbunden. Myrosinzellen im Mesophyll.

Urbanodoxa, Cremolobus, Menonvillea, Hexaptera, Decaptera.

X. Tribus: Chamireae.

Frucht mit deutlichem, bloß aus dem Replum gebildeten Schnabel. Seitliche und mediane Honigdrüsen. Keimblätter längsgefaltet mit nochmals eingebogenen Seitenrändern.

Chamira.

Literaturverzeichnis.

(Die Arbeiten, in denen lediglich neue Genera aufgestellt wurden, sind hier nicht aufgenommen.)

Adanson, Familles des Plantes. 1763.

Baillon, H., Histoires des plantes. III. Paris 1872.

Barnéoud, M., Observation sur le groupe des Schizopetalées. (Annal. d. sc. nat. Sér. 3. III. 1843. p. 165.)

— 2. Sur le développement de l'ovule et de l'embryon dans le *Schizopetalum Walkeri*. (Annal. d. sc. nat. Sér. 3. V. 1846. p. 77.)

Battandier, J. A. et Trabut, L., Flore de l'Algérie. 1888.

Bayer, A., Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. (Beihefte z. Bot. Centralbl. Abt. II. XVIII. 1905. p. 119.)

Beck von Managetta, G., Einige Bemerkungen z. systematischen Gliederung unserer Cruciferen. (Verhandl. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien. XL. 1890. Sitz.-Ber. p. 18.)

— Flora von Niederösterreich. II. 1. Wien 1892.

Bentham, G. et Hooker, J. D., Genera plantarum.

Boissier, E., Flora orientalis. I. 1867.

Brown, Rob., Genera et species Cruciferarum in G. T. Aiton, Hortus Kewensis. IV. 1812. p. 71.)

Brzezinski, J., Les graines du raifort et les résultats de leur semis. (Bullet. intern. de l'Acad. d. sc. de Cracovie. 1909. No. 7. p. 392.)

Calestani, V., Sulla classificazione della Crocifere Italiane. (Nuovo Giorn. bot. Ital. XV. 1908. p. 354.)

Candolle, A. P. de, Regni vegetabilum systema naturale. II. 1821.
— Mémoire sur la famille des Crucifères. Génève 1821.
— Prodromus systematis regni vegetabilium. I. 1825.
Čelakovsky, L., Bemerkungen über Cruciferen. (Flora. XXX. 1872. p. 433.)
Chodat, R., Neue Beiträge zur Diagnostik der Cruciferenblüte. (Flora. LXXI. 1888. p. 145.)
Chodat, R. et Lendner, A., Remarque sur le diagramme des Crucifères. (Bulletin de l'herbier Boissier. V. 1905. p. 925.)
Cosson, Compendium florae atlanticae. II. 1887.
Crantz, H. J., Classis Cruciformium emendata. Lipsiae 1769.
Dennert, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Laubstengels der Cruciferen. (Wigands Bot. Hefte. I. 1885. p. 83.)
Eichler, A. W., Über den Blütenbau der Fumariaceen und Cruciferen. (Flora. XLVIII. 1865. p. 433.)
— Einige Bemerkungen über den Bau der Cruciferenblüte und das Dedoublement. (Flora. LII. 1869. p. 97.)
— Blütendiagramme. II. 1878.
Engler, A., Über monströse Blüten von *Barbarea vulgaris*. Ein Beitrag zur Bestätigung des Dedoublements. (Flora. XXX. 1872. p. 449.)
Fournier, E., De la classification adoptée par Mess. G. Bentham et J. D. Hooker pour les genres de la famille des Crucifères. (Bullet. de la soc. bot. de France. IX. 1862. p. 44.)
— Sur le genre *Braya*. (Bullet. de la soc. bot. de France. X. 1863. p. 5.)
— Recherches anatomiques et taxonomiques sur la famille des Crucifères et sur le genre *Sisymbrium*. Paris 1865.
Fritsch, K., Einiges über die Verwertung vegetativer Merkmale in der botanischen Systematik. (Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark. 1907. p. 3.)
Gärtner, De fructibus et seminibus plantarum. 1792.
Gerber, C., Siliques emboitées de *Lepidium Villarsii* GG. (Comptes rend de l'Acad. d. sc. Paris. CXXXIX. 1907. p. 302.)
— Le diagramme floral des Crucifères. (Comptes rend. de l'académie d. sc. Paris. CXL. 1905. p. 1148.)
Greene, Studies on the *Cruciferae* IV. (Pittonia. III. 1904. p. 307.)
Guignard, L., Recherches sur la localisation des principes actifs des Crucifères. (Journal de Bot. IV. 1890. p. 385.)
Günthart, A., Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga*. (Bibliotheca botan. Heft 58. 1902.)
— Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie. Jena 1910.[1])
Hannig, E., Untersuchungen über die Scheidewände der Cruciferenfrüchte. (Botan. Zeitg. LIX. 1. 1901. p. 207.)
— Zur Physiologie pflanzlicher Embryonen. II. Über das Zustandekommen der Keimlage bei den Cruciferen-Embryonen. (Botan. Zeitg. LXIV. 1906. p. 1.)
Hayek, A. v., Flora von Steiermark. I. Berlin 1807—1910.
— Versuch eines natürlichen Systems der Cruciferen. (Verhandl. d. k. k.zool. bot. Ges. Wien. LIX. 1909. p. 319.)
— Die systematische Stellung von *Lesquerella velebitica* Degen. (Oesterr. bot. Zeitschr. LX. 1910. p. 89.)

[1]) Erschien erst während der Drucklegung vorliegender Arbeit und konnte daher nur mehr zum kleinsten Teile berücksichtigt werden.

Hienricher, E., Die Eiweißschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente in der Rhoeadinenreihe. (Mitteil. aus d. bot. Institut Graz. 1886. p. 32.)

Hildebrand, F., Vergleichende Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. (Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik. XII. 1879. p. 10.)

Klein, J., Bau der Cruciferenblüte auf anatomischer Grundlage. (Ber. d. deutschen bot. Ges. XII. 1894. p. 18.)

Lignier, O., Explication de la fleur des Crucifères d'après son anatomie. (Comptes rend. 16. März 1896.)

— 2. La fleur des Crucifères comparée à celle des Fumariacées. (Assoc. franç. pour l'avénem. des sciences. Congrès de Carthage. 1896. p. 403.)

Linné, C., Genera plantarum. Ed. 1. 1737.

— Genera plantarum. Ed. 5. 1754.

— Species plantarum. Ed. 1. 1753.

Maout et Decaisne, Traité géneral de botanique. Paris 1868.

Mardner, W., Über die Phanerogamen-Vegetation der Kerguelen. Inaug.-Diss. Basel (Mainz) 1902.

Martel, E., Di una nuova interpretatione dell archetettonica florale delle Crocifere e genere affini. (Atti Accad. Torino. XXXI. 1896. p. 987.)

Prantl, K., Excursionsflora für das Königreich Baiern. Stuttgart 1884.

— Cruciferae in Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. 2. 1891.

Pomel, Contribution à la classification méthodique des Crucifères. Thèse de Paris. 1883.

Robinson, B. L., Cruciferae in A. Gray, Synoptical flora of North America. I. 1. 1895—97.

Schulz, O. E., Monographie der Gattung *Cardamine*. (Englers Bot. Jahrb. XXXII. 1904. p. 280.)

Schumann, K., Neuere Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.

Schweidler, J. H., Die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen nebst Beiträgen zu ihrer anatomisch-physiologischen Kenntnis. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXIII. 1905. p. 274.)

— Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXVI. 1. 1910. p. 422.)

Solms-Laubach, H. Graf zu, Cruciferenstudien. 1. *Capsella Hegeri*, eine neu entstandene Form der deutschen Flora. (Botan. Zeitg. LVII. 1900. p. 167.)

— Cruciferienstudien. 2. Über die Arten des Genus *Aethionema*, die Schließfrüchte hervorbringen. (Bot. Zeitg. LIX. 1. 1902. p. 16.)

— Cruciferenstudien. 3. *Rapistrella ramosissima* Pomel und die Beziehungen der *Rapistreae* und *Brassiceae* zueinander. (Bot. Zeitg. LXI. 1. 1903. p. 59.)

— Cruciferenstudien. 4. Die Variation der Embryolage. (Bot. Zeitg. LXIV. 1906. p. 15.)

Sonder, Revision der Heliophileen. (Hamburg. Naturw. Abh. I. 1896. p. 177.)

Thellung, A., Die Gattung *Lepidium* (L.) R. Br. Eine monographische Studie. Zürich 1906.

Velenovsky, J., O medových žlázkách rostlin křížatých a jich upotřebené v systematice řadu tohoto. (Abhandl. d. math. nat. Cl. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. VI. Folge. XII. 1883.)

Villani, A., Dello stimma e del preteso stilo delle Crocifere. (Malpighia. XVI. 1902. p. 261.)

Wagner, R., Zur Morphologie der *Buchingera axillaris* Boiss. et Hohenack. (Oest. bot. Zeitschr. LIX. 1909. p. 378.)

Wettstein, R. v., Die Gattungen *Erysimum* und *Cheiranthus*. (Österr. bot. Zeitschr. XXXIX. 1889. p. 243.)

Wildenow, C. L., Caroli a Linné Species plantarum. Ed. quarta. III. Berolini 1800.

Wretschko, M., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Cruciferenblüte. (Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. LVIII. 1868. p. 211.)

Tafelerklärung.

Tafel VIII.

1. *Stanleya.*
2. *Warea.*
3. *Macropodium.*
4. *Streptanthus.*
5. *Streptanthus.*
6. *Euclisia.*
7. *Microsemia.*
8. *Caulanthus.*
9. *Thelypodium.*
10. *Schoenocrambe.*
11. *Blennodia trisecta.*
12. *Blennodia lasiocarpa.*
13. *Blennodia brevipes.*
14. *Sisymbrium.*
15. *Chamaeplium.*
16. *Smelowskia.*
17. *Chrysochamela.*
18. *Alyssopsis.*
19. *Redowskia.*
20. *Erysimum.*
21. *Syrenia.*
22. *Greggia.*
23. *Barbarea.*
24. *Roripa austriaca.*
25. *Roripa silvestris.*
26. *Armoracia.*
27. *Nasturtium.*
28. *Cardamine impatiens.*
29. *Cardamine trifolia.*
30. *Cardamine enneaphyllos.*
31. *Porphyrocodon.*
32. *Leavenworthia.*
33. *Pseudovesicaria.*
34. *Dryopetalum.*

a. Frucht. *b.* Diagramm der Honigdrüsen. *c.* Epidermis des Septums. *d.* Blüte. *e.* Kronblatt.

Tafel IX.

1. *Platyspermum.*
2. *Loxostemon.*
3. *Cardaminopsis.*
4. ~~*Stenophragma.*~~
5. *Turritis.*
6. *Arabis hirsuta.*
7. *Arabis alpina.*
8. *Aubrietia.*
9. *Eudema.*
10. *Arabis brassicaeformis.*
11. *Parlatoria rostrata.*
12. *Alliaria.*
13. *Wasabia.*
14. *Eutrema.*
15. *Taphrospermum.*
16. *Aphragmus.*
17. *Parlatoria cakiloides.*
18. *Physalidium.*
19. *Graellsia.*
20. *Sobolewskia.*
21. *Myagrum.*
22. *Isatis.*
23. *Pachypterygium.*
24. *Tauscheria.*

25. *Texiera.*
26. *Sameraria*
    Sekt. *Tetrapterygium.*
27. *Bunias.*
28. *Boreava.*
29. *Goldbachia.*
30. *Schimpera.*
31. *Spirorhynchus.*
32. *Ochthodium.*
33. *Cheiranthus.*
34. *Jodanthus.*
35. *Hesperis.*
36. *Clausia.*
37. *Parrya.*
38. *Lonchophora.*
39. *Malcolmia.*
40. *Cryptospora.*
41. *Morettia.*
42. *Matthiola.*
43. *Diceratella.*
44. *Parolinia.*
45. *Atelanthera.*
46. *Notoceras.*
47. *Tetracme.*
48. *Braya.*
49. *Leptaleum.*
50. *Streptoloma.*
51. *Lepidostemon.*
52. *Dontostemon.*
53. *Eremobium.*
54. *Sterigma.*
55. *Chorispora.*
56. *Zerdana.*
57. *Anchonium.*
58. *Octoceras.*

a. Frucht. *b.* Diagramm der Honigdrüsen. *c.* Epidermis des Septums.

Tafel X.

1. *Diptychocarpus.*
2. *Christoleia.*
3. *Farsetia.*
4. *Citharolema.*
5. *Ricotia.*
6. *Selenia.*
7. *Lunaria.*
8. *Fibigia.*
9. *Berteroa.*
10. *Lepidotrichum.*
11. *Alyssum.*
12. *Clypeola.*
13. *Koniga.*
14. *Ptilotrichum.*
15. *Degenia.*
16. *Vesicaria.*
17. *Buchingera.*
18. *Clastopus.*
19. *Thysanocarpus.*
20. *Athysanus.*
21. *Schlechteria.*
22. *Schiverecckia.*
23. *Draba.*
24. *Petrocallis.*
25. *Sinapidendron.*
26. *Ammosperma.*
27. *Diplotaxis.*
28. *Brassica.*
29. *Hirschfeldia.*
30. *Sinapis.*
31. *Eruca.*
32. *Rhynchosinapis.*
33. *Reboudia.*
34. *Erucaria.*
35. *Morisia.*
36. *Guiaroa.*
37. *Cordylocarpus.*
38. *Otocarpus.*
39. *Rapistrum.*
40. *Ceratocnemum.*
41. *Cakile.*
42. *Crambe.*
43. *Muricaria.*
44. *Kremeria.*
45. *Zilla.*
46. *Calepina.*
47. *Hemicrambe.*
48. *Enarthrocarpus.*
49. *Raphanus.*
50. *Cossonia.*
51. *Physorhynchus.*
52. *Fortuynia.*
53. *Carrichtera.*
54. *Vella.*
55. *Boleum.*
56. *Succovia.*

a. Frucht. *b.* Diagramme der Honigdrüsen. *c.* Epidermis des Septums.

Tafel XI.

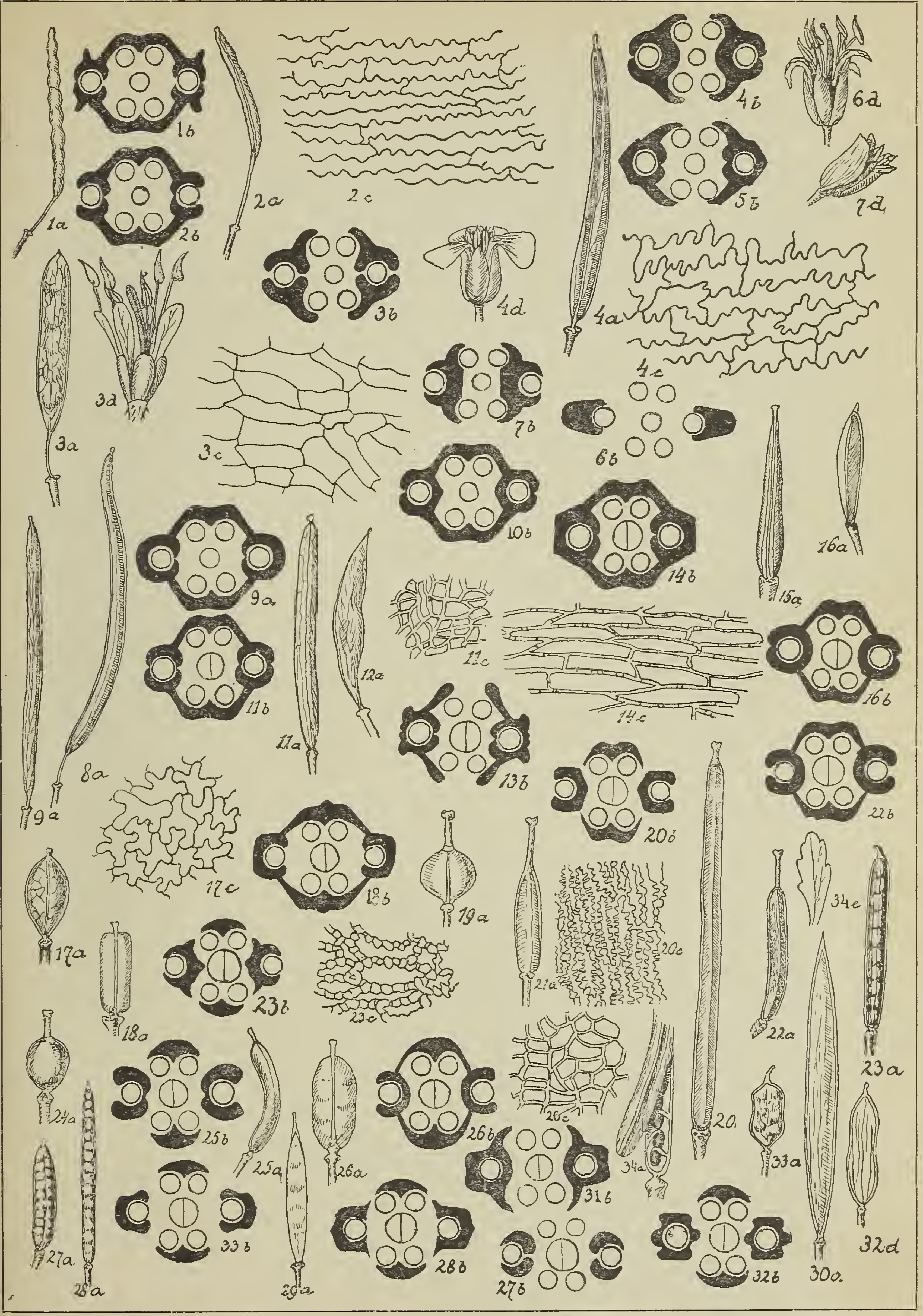
1. *Psychine.*
2. *Schouwia.*
3. *Euzomodendron.*
4. *Henophyton.*
5. *Savignya.*
6. *Moricandia.*
7. *Conringia.*
8. *Syrenopsis.*
9. *Porphyrocodon.*
10. *Stroganowia.*
11. *Hymenophysa.*
12. *Lepidium.*
13. *Cardaria.*
14. *Stubendorffia.*
15. *Coronopus.*
16. *Andrzeiovskia.*
17. *Biscutella.*
18. *Megacarpaea.*
19. *Iberis.*
20. *Aethionema.*
21. *Brossardia.*
22. *Tschihatschewia.*
23. *Winklera.*
24. *Cochlearia.*
25. *Coluteocarpus.*
26. *Hutchinsia.*
27. *Didymophysa.*
28. *Jonopsidium.*
29. *Dilophia.*
30. *Eunomia.*
31. *Thlaspi.*
32. *Bivonaea.*
33. *Teesdalea.*
34. *Heldreichia.*
35. *Peltaria.*
36. *Pugionium.*
37. *Hemilophia.*
38. *Dipoma.*
39. *Megadenia.*
40. *Kernera.*
41. *Camelina.*
42. *Vogelia.*
43. *Capsella.*
44. *Anastatica.*
45. *Euclidium.*
46. *Subularia.*

a. Frucht. *b.* Diagramm der Honigdrüsen.

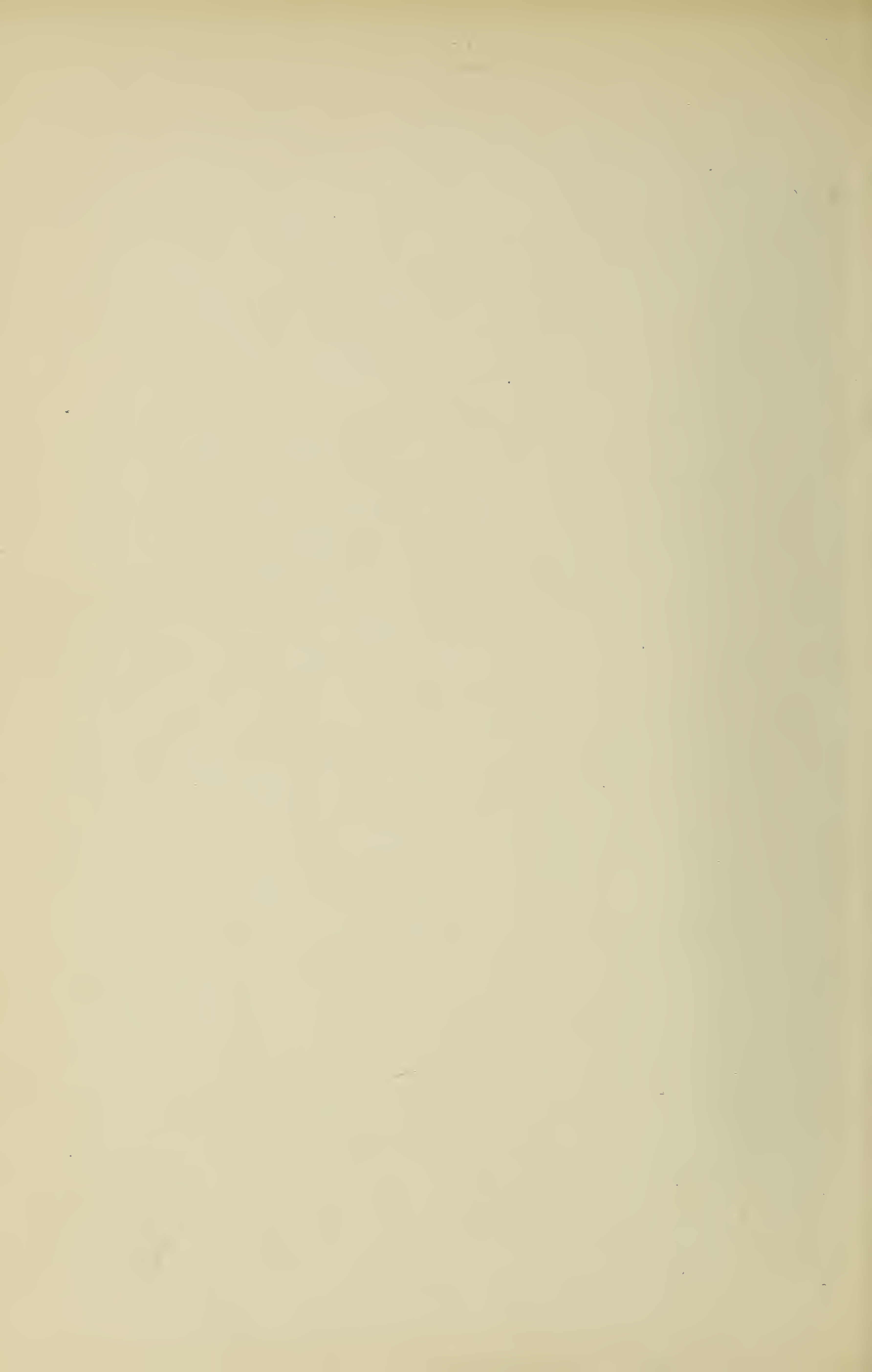
Tafel XII.

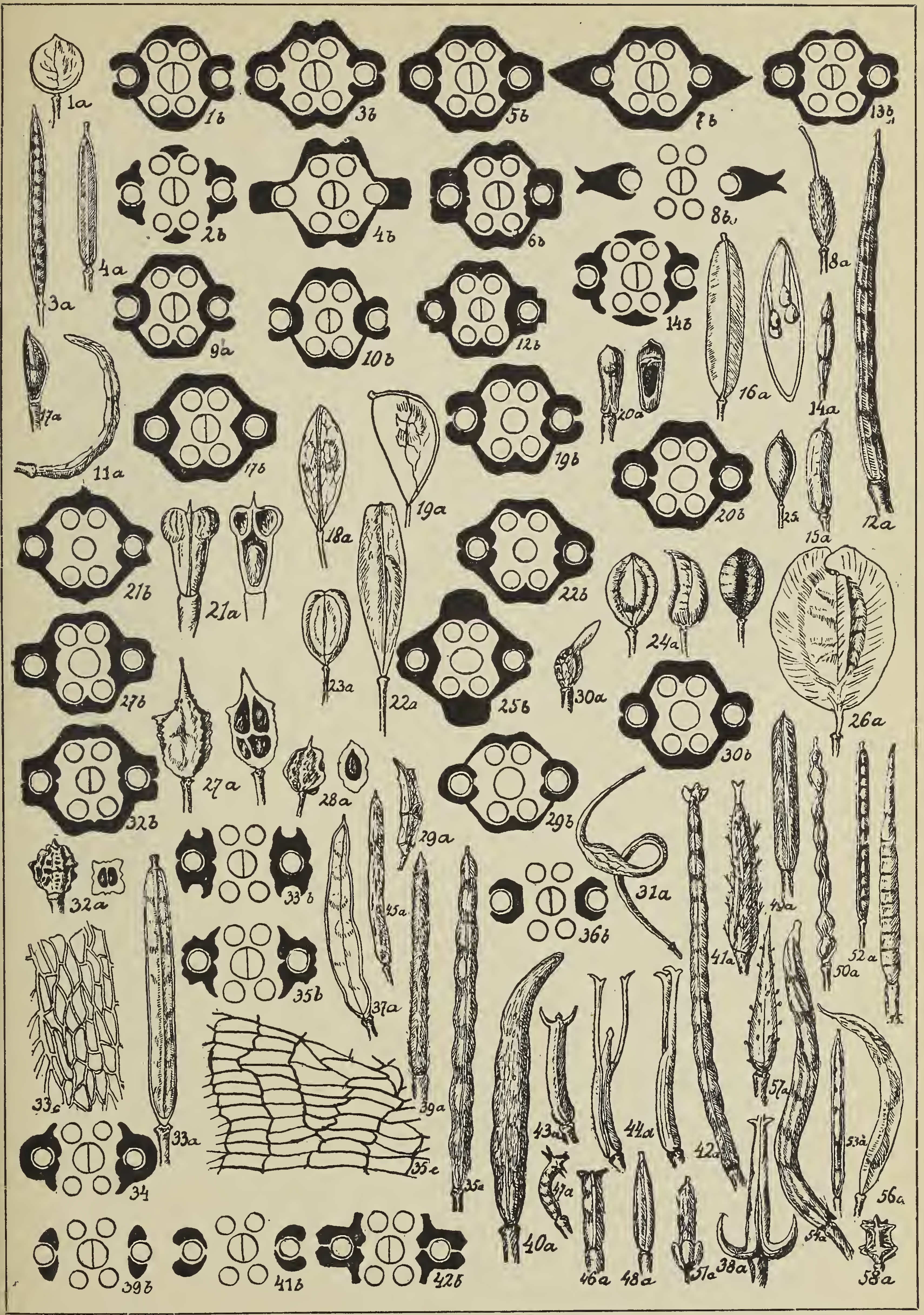
1. *Menkea.*
2. *Tropidocarpon.*
3. *Synthlipsis.*
4. *Agallis.*
5. *Mancoa.*
6. *Lesquerella.*
7. *Physaria.*
8. *Nothothlaspi.*
9. *Stenopetalum lineare.*
10. *Stenopetalum croceum.*
11. *Lyrocarpa.*
12. *Mathewsia.*
13. *Schizopetalum.*
14. *Heliophila.*
15. *Heliophila.*
16. *Brachycarpaea.*
17. *Cycloptychis.*
18. *Palmstruckia.*
19. *Pringlea.*
20. *Carponema.*
21. *Straussiella.*
22. *Gamosepalum.*
23. *Bornmüllera.*
24. *Urbanadoxa.*
25. *Trichochiton.*
26. *Menonvillea.*
27. *Cremolobus.*
28. *Lachnocapsa.*
29. *Dithyrea.*
30. *Hexaptera.*
31. *Chamira.*

a. Frucht. *b.* Diagramm der Honigdrüsen. *c.* Epidermis des Septums.
d. Blüte.

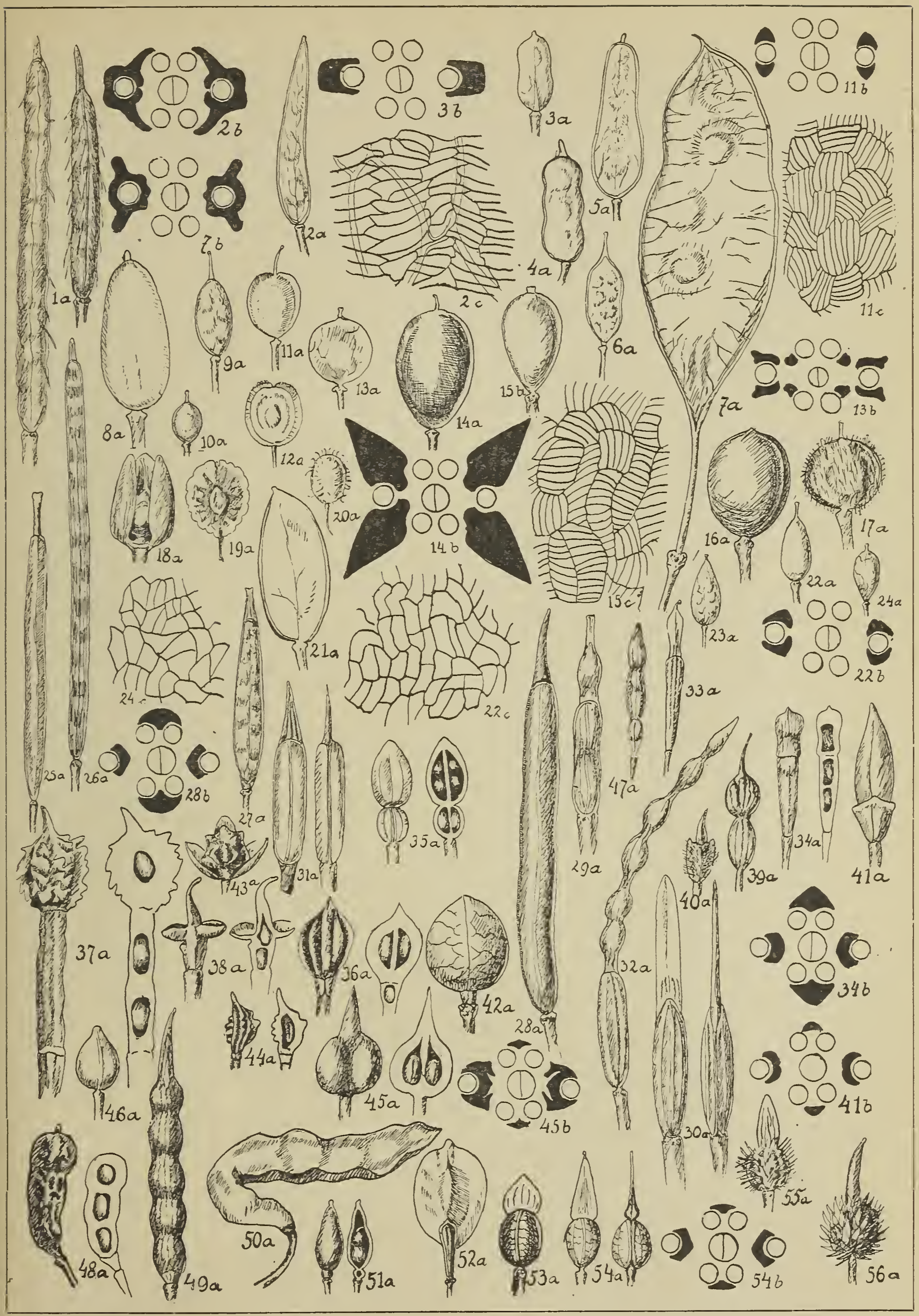


A. von Hayek. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*




1a
1b
3b
5b
7b
13b
3a
4a
2b
4b
6b
8b
8a
12a
9a
10b
12b
14b
16a
14a
17a
11a
17b
19a
18a
19b
20a
20b
25
15a
21b
21a
22b
24a
26a
27b
23a
22a
25b
30a
30b
27a
28a
32b
29b
29a
31a
32a
33b
45a
36b
41a
52a
50a
35b
37a
33c
39a
57a
43a
44a
42a
53a
33a
35e
35a
47a
56a
54a
34
40a
39b
41b
42b
46a
48a
51a
38a
58a

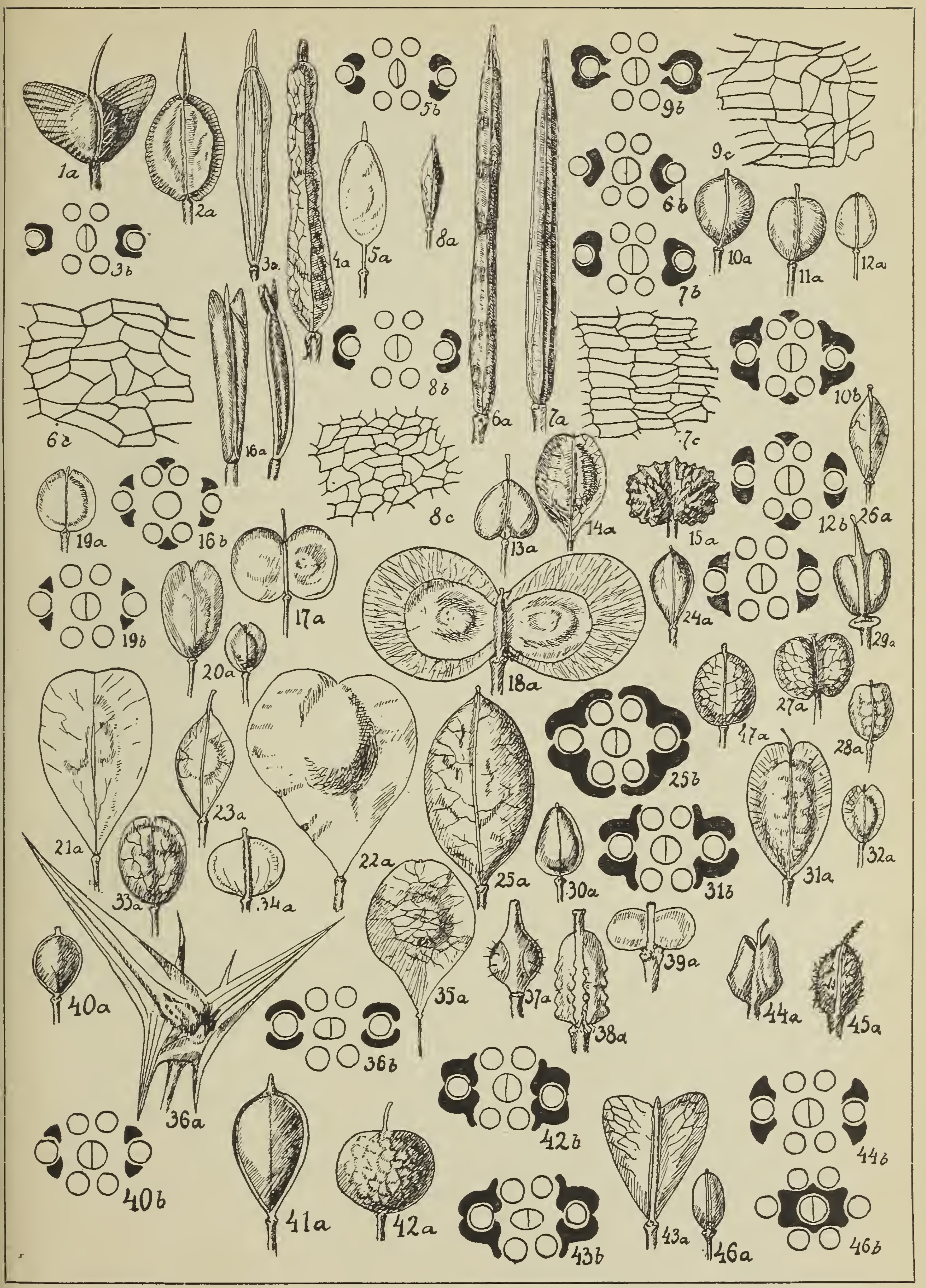




A. von Hayek.

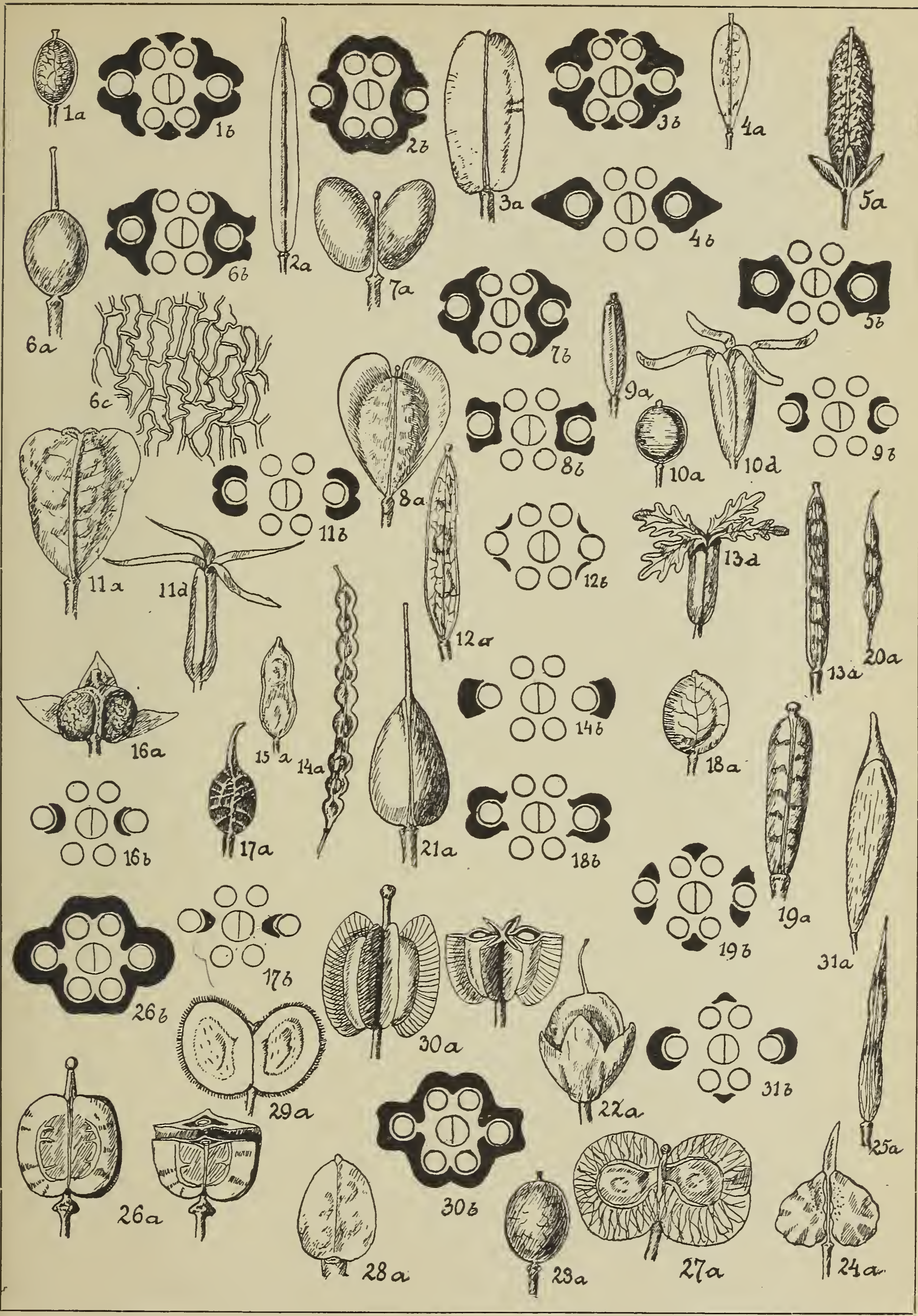
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





A. von Hayek. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



A. von Hayek. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1911
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 8. November 1911.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—**.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Über den Grundtypus und die systematische Bedeutung der Cruciferen-Nektarien I.

Historisch-kritische Studie[1])

von

Prof. Jos. Heinr. Schweidler, Lundenburg.

Mit Tafel XIII.

Einleitung.

In einer kurzen Mitteilung (9) und einer längeren Abhandlung (10) habe ich versucht, einer Anregung des Herrn Professor E. Heinricher folgend, die Gestaltungs- und Lokalisationsverhältnisse der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen für die Systematik dieser Familie zu verwerten, in der Hoffnung, auf diesem anatomischen Wege vielleicht zu einem besseren und natürlicheren Cruciferensystem zu gelangen, als es die bisherigen fast rein morphologischen Systeme eingestandenermaßen sind (vgl. Schweidler; 9, S. 274). Ich stehe noch am Anfange meiner Untersuchungen, und das in der erwähnten vorläufigen Mitteilung S. 283 aufgestellte systematische Schema ist noch durchaus als vorläufig aufzufassen, schon deshalb, weil es zum Teil nicht auf eigenen Untersuchungen, sondern auf Zusammenstellung und Verwertung von Literaturangaben[2]) beruht und sowohl durch eingehendere Untersuchung der dort angeführten und zusammengestellten Gattungen, als auch durch Erweiterung der Untersuchung auf eine möglichst große Anzahl von Gattungen und Arten, womit ich gegenwärtig beschäftigt bin, noch manche Verbesserung und Änderung wird erfahren müssen.

Da mußte mich denn die fast gleichzeitig mit meiner vorläufigen Mitteilung (9) erschienene Arbeit Bayers (1) insofern sehr interessieren, als hier ebenfalls der Versuch gemacht wird, auf Grund

[1]) Über dasselbe Thema erschien eine vorläufige Mitteilung. Vgl. das Literaturverzeichnis auf S. 389 unter No. 11.

[2]) In der vorläufigen Mitteilung (9) ist infolge eines Versehens eine dasselbe besagende Fußnote auf Seite 282 ausgeblieben.

eines älteren Werkes von Velenovsky (12) ein neues, jedoch morphologisches Merkmal in die Cruciferensystematik einzuführen, nämlich die Nektarien oder Honigdrüsen.

Bei der Lektüre der Bayerschen Arbeit kam es mir zunächst nur darauf an, zu prüfen, wie weit seine Resultate mit den in meiner vorläufigen Mitteilung niedergelegten vorläufigen Ergebnissen meiner Idioblasten-Untersuchungen übereinstimmen. An eine vollständige Übereinstimmung war nun allerdings von vornherein nicht zu denken. Immerhin aber ergibt der Vergleich, wie im Schlußkapitel kurz skizziert wird, daß sich gewisse Gattungsgruppen sowohl anatomisch hinsichtlich der Myrosinzellen als auch morphologisch in Bezug auf die Honigdrüsen gleichmäßig verhalten, also Gruppen darstellen, deren Zusammengehörigkeit dadurch von neuem erwiesen erscheint.

Bei dem Studium der Arbeit Bayers fielen mir nun zahlreiche Widersprüche auf, zu welchen sich der Verfasser älteren Autoren gegenüber in Bezug auf reine Beobachtungstatsachen der Drüsengestalt und Drüsenbildung bei einzelnen Pflanzen genötigt sah. Schon Bayer selbst suchte in einigen besonders bemerkenswerten Fällen nach einer Erklärung für seine abweichenden Beobachtungen, ohne sie jedoch anders als durch wahrscheinliche Beobachtungsfehler der älteren Untersucher deuten zu können (z. B. 1; S. 157). Nun sind aber die Fälle, wo Bayer den früheren Beobachtern widerspricht, im Verhältnis zu der relativ kleinen Zahl von untersuchten Cruciferen gar nicht so gering an Zahl und die einander widersprechenden Angaben oft so erheblich differierend, daß mir eine Erklärung durch Beobachtungsfehler sofort unwahrscheinlich vorkam.

Schon bei der Lektüre der Bayerschen Arbeit ergab sich ein ganz bestimmter Verdacht, in welcher Richtung die Lösung der Widersprüche zu suchen sei. Dem glücklichen Umstande, daß nahezu gleichzeitig mit Bayer und unabhängig von diesem auch Villani (13) eine Studie über die Honigdrüsen der Cruciferen veröffentlichte, war nun die Möglichkeit zu verdanken, daß die Angaben Bayers selbst wieder einer Kontrolle unterzogen werden konnten. Hierbei zeigte es sich nun, daß sich die gleichzeitigen Angaben Villanis sehr oft mit den von Bayer bekämpften decken. Ich erhielt dabei öfter den Eindruck, als ob Villani, aus einer anderen Schule kommend, auch andere Augen hätte, anders sehen würde als Bayer, und es wurde mir klar, daß es sich hierbei vielfach nur um subjektiv verschiedene Auffassung und Darstellung der gleichen Beobachtungstatsachen handeln müsse. Gleichzeitig aber wuchs mit dieser Arbeit die Zahl der einander widersprechenden Angaben so bedeutend, daß ich vollständig sicher war, auf dem richtigen Wege zu sein, wenn ich nicht genügend genaue Beobachtung erst in zweiter Linie in Betracht kommen ließ.

Nachdem ich noch der Abhandlung Hildebrands über die Nektarien der Cruciferen (5) und der durch diese hervorgerufenen kurzen Notiz H. Müllers (6) einige belangreiche Tatsachen entnommen und dann durch Zusammen- und Gegenüberstellung der einander widersprechenden Angaben (vergl. S. 356 ff.) mich über-

zeugt hatte, daß die Widersprüche sich in einer ganz bestimmten Richtung bewegen, gelangte ich zu der im folgenden zu entwickelnden Theorie, daß sich diese Widersprüche und noch manche andere Tatsachen sehr einfach dadurch erklären, daß — im Gegensatz zu früheren Anschauungen — die Honigdrüsen der Cruciferen auf einen einheitlichen Grundtypus (den lateral-vierdrüsigen oder Alyssum-Typus) zurückzuführen sind, aus dem alle anderen Drüsentypen sich leicht ableiten lassen.

Velenovskys grundlegendes Tafelwerk: O medových žlazkách rostlin křižatých (Über die Honigdrüsen der Kreuzblütler) konnte ich infolge einer irrtümlichen Angabe des Erscheinungsortes durch Bayer[1]) erst sozusagen post festum auftreiben, d. h. nachdem meine Schlußfolgerungen aus dem in den obengenannten Werken niedergelegten Tatsachenmaterial in der Hauptsache bereits feststanden. Die Lektüre dieses Werkes, die mir einige Mühe verursachte, da die Arbeit in tschechischer Sprache abgefaßt ist, war jedoch insofern von der größten Bedeutung, als mir auf Grund des reichen verarbeiteten Tatsachenmaterials und der zahlreichen Abbildungen eine bedeutend bessere und genauere Begründung der hier vorzutragenden Ansicht ermöglicht wurde, als auf Grund der übrigen Arbeiten allein möglich gewesen wäre. Ich fand hier meine Schlußfolgerung (allerdings indirekt) vollständig bestätigt, ja einen integrierenden Bestandteil meiner Anschauung (vgl. S. 350) als allgemeines Prinzip bereits antizipiert.

Mit der vorliegenden Abhandlung verfolge ich daher folgende Absichten:

In der Meinung, daß Velenovskys grundlegendes Tafelwerk zu wenig bekannt und gewürdigt ist und in der Arbeit Bayers keine historisch und sachlich befriedigende Fortsetzung und Weiterbildung erfahren hat, vielmehr einige fruchtbare und für die systematische Verwertung der Nektarien meiner Ansicht nach sehr bedeutsame und entwickelungsfähige Ergebnisse und Anschauungen Velenovskys von Bayer in falschem Lichte dargestellt worden sind, soll hier versucht werden, einerseits die schon wegen ihrer Sprache nur wenigen zugängliche Abhandlung Velenovskys einem weiteren Leserkreise in kurzem Auszuge zu vermitteln und einigen darin vertretenen Anschauungen größere Beachtung zu verschaffen, andererseits, um einen Schritt über Velenovsky hinausgehend, unter der Führung historisch-kritischer Überlegungen das vorliegende Tatsachenmaterial in einer Theorie des Grundtypus der Cruciferennektarien zu einem gewissen Abschluß zu bringen.

Die vorliegende Studie zerfällt dementsprechend in drei Abschnitte. — Der erste enthält eine kurze historisch-kritische Betrachtung über die bezüglich der Cruciferen-Nektarien in Diskussion stehenden Probleme und vermittelt insbesondere die Arbeit Velenovskys. Der zweite zieht aus dem in den bereits genannten wichtigsten Nektarienarbeiten niedergelegten Tatsachenmaterial neue, von den bisherigen Anschauungen teilweise abweichende Folgerungen,

---

[1]) Die Richtigstellung verdanke ich Herrn Prof. Velenovsky selbst, an den ich mich brieflich um Aufklärung wendete. Vgl. das Literaturverzeichnis.

während im dritten Abschnitt ganz kurz und vorläufig unverbindlich die systematische Bedeutung der Honigdrüsen unter dem Gesichtspunkt der gewonnenen Anschauungen diskutiert und mit den Ergebnissen meiner Myrosinzellen-Untersuchungen in einigen Punkten verglichen wird.

Historische Vollständigkeit[1]) strebt die vorliegende Studie in ihrem historischen Abschnitte in keiner Weise an. Sie berücksichtigt nur die wichtigsten Arbeiten, die sich eben speziell und ausschließlich mit den Honigdrüsen der Cruciferen befassen. Alle die verschiedenen, insbesondere älteren Florenwerke, welche zahlreiche Einzelbeobachtungen über die Cruciferennektarien enthalten, wurden aus der historischen Betrachtung als nicht hierhergehörig ausgeschlossen. Das historische Kapitel dient vielmehr einerseits dazu, die verschiedenen Ansichten, die im weiteren zur Diskussion kommen, kurz darzulegen und ihre Entstehungsgeschichte näher zu beleuchten, andererseits die später zu entwickelnde Ansicht über den einheitlichen Grundtypus der Cruciferennektarien an die bisherige historische Entwickelung anzuschließen, zu zeigen, daß diese Ansicht gewissermaßen den notwendigen Abschluß der historischen Entwickelung bildet.

Ein historischer Exkurs hat aber selbstverständlich nur dann Wert und Bedeutung, wenn er historisch-kritisch ist. Es liegt also in der Natur der vorliegenden Studie, daß sie zum Teil eine Kritik verdienstvoller Arbeiten enthalten muß, eine Kritik, die ich stets im Rahmen einer rein sachlichen Analyse gehalten zu haben glaube.

Im Übrigen stellt diese Studie im wesentlichen eine Lesefrucht dar und möge auch als solche betrachtet und beurteilt werden. Sie bringt also keine neuen Beobachtungstatsachen, sondern gelangt auf Grund des in den genannten Arbeiten niedergelegten Tatsachenmaterials, indem sie dasselbe anders gruppiert und wertet und unter anderen Gesichtspunkten betrachtet, zu ihren Schlüssen und Folgerungen, die von den Ansichten der besprochenen Autoren selbst in einigen nicht unwesentlichen Punkten abweichen und in der Aufstellung einer neuen Theorie der ursprünglichen Drüsenkonfiguration gipfeln.

Dem Charakter der Arbeit entsprechend sind die zum leichteren Verständnis den Ausführungen beigegebenen Figuren der Tafel XIII nicht Originale, sondern durchwegs von mir angefertigte Kopien nach Velenovsky resp. in einem einzigen Falle nach Bayer. Es wäre vielleicht wünschenswert gewesen, eine noch größere Anzahl von Abbildungen zur Illustration des hier Vorgetragenen beizubringen, allein es widerstrebte mir, die Arbeit Velenovskys mehr als unbedingt notwendig war, zu „plündern". Ich werde in der Folge Gelegenheit haben, mit Originalfiguren auf dasselbe Thema zurückzukommen. Inzwischen kann ich zur genaueren Prüfung meiner nachstehenden Ausführungen nur mit allem Nachdruck auf die Arbeit Velenovskys mit ihrem überaus reichen Abbildungsmaterial hinweisen.

---

[1]) Die Arbeit A. Güntharts: Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. Jena 1910. — ist mir erst nach Absendung des Manuskriptes zugekommen.

I. Abschnitt.

Historisch-kritisches.

1. Hildebrand.

Hildebrand ordnet die von ihm untersuchten Cruciferen nach der Zahl der bei ihnen anzutreffenden Honigdrüsen in zwei aufsteigende „Entwickelungsreihen", als deren gemeinsamen Ausgangspunkt er *Arabis Thaliana* betrachtet, bei welcher er keine Saftdrüsen finden konnte. — Die erste Reihe beginnt dann mit zwei lateralen Drüsen und steigt zu Pflanzen mit 4 und 6 Drüsen auf; die zweite Reihe beginnt mit vier medianen Honigdrüsen und steigt über Pflanzen mit 6 Drüsen zu *Lobularia maritima* mit 8 Drüsen auf. Im einzelnen entwickelt Hildebrand seine beiden Reihen folgendermaßen:

I. Einen der einfachsten Fälle der Saftdrüsenentwickelung bildet *Dentaria digitata* mit 2 Drüsen, „außen am Grunde der Basis der kurzen Filamente je eine" (5; S. 32). — Bei *Aubrietia Pinardii* besitzt jede der beiden gleich lokalisierten Drüsen zwei nach außen gerichtete Zipfel. — Dasselbe ist der Fall bei *Cheiranthus Cheiri*, wo außerdem das kurze Filament von den Drüsenrändern vollständig umflossen wird. Dieser Drüsenwulst teilt sich dann bei *Lunaria rediviva* in 3 noch zusammenhängende Zipfel, von denen die unteren denjenigen von *Aubrietia* und *Cheiranthus* entsprechen. Bei *Lunaria biennis* werden diese drei Zipfel durch Verschwinden der drüsigen Verbindungsstreifen zu 3 selbständigen Drüsen. „Stellen wir uns nun vor, daß die beiden äußeren Drüsen allmählich verschwinden, so haben wir den von *Brassica balearica* dargestellten Fall, wo an der inneren Basis des kurzen Filaments eine einfache Saftdrüse sich findet" (S. 33). Hieran schließt sich *Iberis pinnata* mit beginnender Zweiteilung (!) dieser letzteren einfachen Drüsen als Übergangsstufe zu jenen Fällen, wo zwei getrennte Drüsen rechts und links vom kurzen Filament vorhanden sind *(Draba verna, Lepidium sativum* u. a.); zusammen also 4 Drüsen, die demnach durch Spaltung aus den 2 einfachen lateralen Drüsen (von *Brassica* z. B.) hervorgegangen sein sollen.

„Als Übergangsstufe zu dem Vorkommen von Saftdrüsen an der äußeren Basis der langen Filamentpaare zeigt sich dann *Draba aizoides*. Hier läuft ein drüsiger außen an zwei (!) Stellen stärker verdickter Wulst um die Basis der kurzen Filamente herum, und von diesem Wulst geht eine drüsige Leiste an der äußeren Basis der langen Filamentpaare herum" (S. 33). — Bei den nunmehr folgenden Fällen „von ausgeprägten 4 im Kranz gestellten Drüsen" bemerkt Hildebrand „mancherlei Verschiedenheiten, je nachdem die zu den kurzen Filamenten gehörigen Drüsen an der

Anmerkung: Die Hinweise durch Ausrufungszeichen (!) werden erst später ihre Erklärung finden. Vgl. S. 357.

Außenseite derselben stehen, z. B. bei *Arabis albida* und *Dentaria bulbifera*, oder an der Innenseite, wie bei *Eruca sativa*, oder wulstartig die Basis umgeben“ *(Cardamine pratensis, Bunias aspera)* [S. 33].

„Kommen wir zu den Übergängen zu der Ausbildung von 6 getrennten Saftdrüsen, so sehen wir zuerst bei *Brassica Napus* und *Rapistrum rugosum* eine Andeutung zu einer Zweiteilung (!) der an der inneren Basis der kurzen Filamente liegenden Saftdrüsen, welche Zweiteilung noch weiter bei *Cakile maritimum* auftritt und durch die weiteren Übergangsstufen von *Turritis glabra* und *Cardamine Impatiens* zu dem Verhältnis von *Isatis tinctoria* hinüberleitet, wo 6 ganz gleiche Saftdrüsen ausgebildet sind, die so stehen, daß sie die Zwischenräume zwischen den 6 Filamenten ausfüllen.“ (S. 34.)

II. „Während nun in den vorhergehenden Fällen an der Basis der langen Filamentpaare keine oder nur je eine Saftdrüse stand, und die Vermehrung dieser auf 6 durch Teilung der an der Basis der kurzen Filamente stehenden hervorgebracht wurde, so haben wir noch die wenigen Fälle zu erwähnen, wo an der Basis der langen Filamentpaare sich je 2 Saftdrüsen entwickelt haben. Bei *Peltaria alliacea* sind dieselben noch durch einen Streifen verbunden (laterale fehlen), bei *Lepidium ruderale* hingegen vollständig getrennt und überhaupt allein vorhanden; bei *Dentaria pinnata* gesellen sich zu ihnen . . . an der Basis der kurzen Filamente je eine stark ausscheidende zur Teilung neigende (!) Saftdrüse, so daß wir hier dann im ganzen sechs haben. Die höchste Anzahl erreichen dieselben aber bei *Lobularia maritima*, wo an der Innenseite jedes kurzen Filamentes und an der Außenseite jedes langen Filamentpaares 2 Saftdrüsen stehen“ (S. 34) — also zusammen 8 Drüsen.

Aus dem Obigen geht hervor, daß *Peltaria alliacea* von Hildebrand als Übergang von zwei zu vier medianen Honigdrüsen aufgefaßt wurde, was darauf hindeutet, daß er die II. Reihe jedenfalls mit einer zweidrüsigen statt mit einer vierdrüsigen Crucifere begonnen hätte, wenn er eine solche mit nur zwei medianen Drüsen gefunden hätte. Weiterhin ist es aber ohne weiteres klar, daß *Lobularia maritima* mit ihren 8 Drüsen mit derselben Berechtigung auch an den Schluß der I. statt der II. Reihe hätte gestellt werden können. Zieht man außerdem noch in Betracht, daß *Arabis Thaliana* tatsächlich nicht drüsenlos ist (H. Müller, 6; S. 162), so haben wir hier zwei gegen die achtdrüsigen Cruciferen zu konvergierende „Entwickelungsreihen“ vor uns, was für ihre Bewertung in phylogenetisch-systematischer Hinsicht nicht ohne Belang ist.

Aus den wenigen Worten bei *Draba aizoides* (s. S. 341) könnte man vielleicht schließen, daß Hildebrand bereits an eine Ableitung der medianen Honigdrüsen aus den lateralen dachte; daß dies jedoch nicht der Fall ist, zeigt der Umstand, daß in seiner II. Reihe umgekehrt eine Ableitung der lateralen aus den medianen notwendig wäre.

Was die systematische Bedeutung der obigen Reihen betrifft, so äußert sich Hildebrand nicht ausdrücklich darüber. Nur ist es auffällig, daß er ihnen die Bezeichnung „Entwickelungsreihen“ gibt und nach „Übergängen“ sucht, welche von einem Drüsentypus zum nächst höheren „hinüberleiten“ sollen. Daraus geht hervor, daß ihm eine phylogenetische Entwicklung vorgeschwebt sein muß.

Die auffallende Ähnlichkeit dieser arithmetisch fortschreitenden „Entwickelungsreihen“ mit dem Sexualsystem Linnés ist kaum zu leugnen, ja sie läßt sich insofern noch sinnfälliger demonstrieren, als 1905 Villani (12) — in augenscheinlicher Anlehnung an Hildebrand, den er auch zitiert — die Cruciferen einteilt in: *Crocifere monocentriche, dicentriche, quadricentriche* und *policentriche*, d. h. Cruciferen mit 1, 2, 4 und einer größeren Anzahl als 4 Saftdrüsen, wobei man unwillkürlich an Linnés *Monandria, Diandria* usw. denken muß. Der systematische Wert der Hildebrandschen „Entwickelungsreihen“ ist denn auch ungefähr derselbe wie der des Linnéschen Sexualsystems.

Den geringen systematischen Wert der Entwickelungsreihen Hildebrands hat übrigens schon H. Müller klar erkannt, indem er schreibt: „Hildebrand läßt die von ihm untersuchten Cruciferen nach der Zahl und Stellung ihrer Saftdrüsen geordnet aufeinanderfolgen und nennt die so sich ergebende Reihe eine „Entwickelungsreihe“; ich kann in derselben bloß eine dankenswerte übersichtliche Anordnung der uns in verwirrender Mannigfaltigkeit vorliegenden Cruciferen-Nektarien, keine Entwickelungsreihe, erblicken“ (6; S. 167).

Außerdem wird der systematische Wert der obigen Reihen auch noch dadurch genügend charakterisiert, daß nächstverwandte Arten einer und derselben Gattung zwei verschiedenen Entwicklungsreihen zugeteilt werden (*Dentaria digitata* und *pinnata;* s. S. 341 und 342).

Was die morphologische Natur der Honigdrüsen anlangt, so ist Hildebrand der Ansicht, daß sie weder, wie Eichler u. A. glauben, nur lokale Anschwellungen des Torus noch auch, wie H. Müller u. A. meinen, „Umwandlungsprodukte in den Blätterkreisen der Blüten ausgefallener Staubgefäße“ seien, vielmehr hält er sie, ebenso wie die Anhänge an den Blütenblättern mancher Sileneen für deren Zubehör, für Anhängsel oder Zubehör der gegenwärtig noch in den Cruciferenblüten vorhandenen Staubgefäße (5; S. 22).

2. Villani.

Ohne Kenntnis der 1883 erschienenen grundlegenden Arbeit Velenovskys (12) knüpft Villani (13) unmittelbar an Hildebrand an und schafft für dessen zahlenmäßige Drüsentypen eine besondere Terminologie. Die nach Villani sich ergebende Gruppierung der von ihm untersuchten Cruciferen ist aus der folgenden, wörtlich wiedergegebenen Tabelle zu ersehen (Vill. 13; S. 412):

Crocifere.

Crocifere dicentriche

sempre dicentriche

I. Un nettario posto alla base esterna di ciascun filamento breve *(Heliophila* L.).

II. Un nettario circondante una parte esterna di ciascuna inserzione dello stame breve *(Aubrietia* Adans., *Schizopetalum* Linn.).

III. Un nettario circondante la parte interna ed i lati di ciascuno stame breve *(Lunaria* L., *Hesperis* L., *Conringia* Heist., *Moricandia* DC.).

IV. Un nettario posto tra ciascuno stame breve e l'ovario *(Chorispora* DC., *Malcolmia* R. Br., *Ricotia* L. e *Diptychocarpus* Trautv.).

V. Un nettario circondante interamente la base di ciascun filamento corto *(Cheiranthus)*.

di-e quadricentriche

I. Un nettario circondante interamente la base di ciascuno stame breve, come nel genere *Cheiranthus* L.; oppure due nettarii, per lo più laminacei, uno per lato di ogni filamento corto *(Matthiola* R. Br.).

Crocifere quadricentriche

I. Due nettarii posti tra ciascuno stame breve e l'ovario *(Iberis* L.).

II. Due nettarii ai lati di ciascuno stame breve *(Aethionema* R. Br., *Capsella* Medic., *Thlaspi* L., *Alyssum* L., *Lepidium* L., *Coronopus* Gaertn., *Clypeola* L., *Anastatica* L., *Camelina* Crantz., *Draba* L., *Hutchinsia* R. Br., *Neslea* Desv., *Cochlearia* L., *Fibigia* Medic., *Peltaria* L.).

III. Un nettario interposto tra la base dei filamenti degli stami brevi e quelli dei lunghi adiacenti *(Vesicaria* Lam., *Jonopsidium* Rchb.).

IV. Un nettario circondante del tutto od a ferro di cavallo aperto all' infuori intorno alla base dei corti filamenti ed uno alla base esterna e tra i filamenti degli stami lunghi *(Erysimum* L., *Barbarea* Beckm., *Alliaria* Adans., *Cardamine* L., *Dentaria* L., *Arabis* L., *Nasturtium* R. Br.).

V. Un nettario circondante l'inserzione dei corti filamenti, congiunto coll'omonimo opposto, mediante sottili bandellette nettarifere, che contornano l'inserzione esterna della coppia dei lunghi stami, presentando tra questi un ingrossamento *(Turritis* L., *Sisymbrium* L.)

VI. Un nettario alla base dei filamenti brevi, tra questi e l'ovario, ed uno alla base esterna e tra i filamenti degli stami lunghi *(Sinapis* L., *Brassica* L., *Erucastrum* Schimp. et Sp., *Rapistrum* Medic., *Goldbachia* DC., *Enarthrocarpus* Labill., *Ochthodium* DC., *Eruca* Adans., *Erucaria* Gaertn., *Diplotaxis* DC., *Crambe* L., *Cakile* Gaertn., *Succowia* Medic., *Calepina* Adans., *Bunias* L., *Biscutella* L., *Raphanus* L., *Morisia* J. Gay.).

Crocifere policentriche

I. Un nettario posto tra ciascun filamento e l'altro, oppure uno esterno alla base di ogni filamento, oppure uno esterno ed uno tra ciascun filamento e l'altro (*Isatis* L., *Koniga* Adans., *Selenia* Nutt., *Myagrum* L.).

Crocifere monocentriche

I. Un anello nettarifero circondante la base dell' ovario tra questo e l'androceo (*Subularia* L.).

Wie man sieht, sind die Haupttypen im wesentlichen dieselben wie bei Hildebrand, nur durch die tabellarische Anordnung und die klare Nomenklatur schärfer herausgearbeitet und nicht in zwei sondern in eine einzige aufsteigende Reihe geordnet. Pflanzen mit 6, 8 und 10 Honigdrüsen werden unter der Bezeichnung *Crocifere policentriche* zusammengefaßt. Neu ist die Gruppe der *Cr. monocentriche*, vertreten durch *Subularia aquatica*, mit einer einzigen, die Basis des Gynöceums innerhalb der Staubgefäße vollständig umgebenden Honigdrüse. Die Unterteilung der nach der Zahl der Drüsen gebildeten Hauptgruppen auf Grund der verschiedenen Stellung der Drüsen, bei Hildebrand nur angedeutet, ist hier übersichtlich durchgeführt. Interessant ist die Übergangsgruppe: „*Cr. dicentriche* e *quadricentriche*" mit *Matthiola*, welche von den *Cr. dicentriche* zu den *Cr. quadricentriche* hinüberleitet.

Ist so die äußere Anordnung der Drüsenformen in der Arbeit Villanis durchaus von Hildebrandscher Art, so herrscht doch bezüglich der inneren Auffassung dieser Anordnung ein tiefgreifender Unterschied zwischen beiden Autoren, indem sich Villani von dem Fehler freihält, in der Reihe der zwei-, vier- und vieldrüsigen Cruciferen eine „Entwicklungsreihe" von phylogenetisch-systematischer Bedeutung zu erblicken. Vielmehr würde er höchstwahrscheinlich das Wort H. Müllers über die Entwickelungsreihen Hildebrands, sie seien „eine dankenswerte übersichtliche Anordnung der uns in verwirrender Mannigfaltigkeit vorliegenden Cruciferen-Nektarien" (6; S. 167) als seine eigene Gruppierung der Cruciferen ebenfalls charakterisierend bezeichnen. Man hat sich also zu hüten, Villanis Einteilung der Cruciferen nach der Nektarienzahl als eine systematische Gruppierung anzusehen.

Was vielmehr die Ansicht Villanis über die systematische Bedeutung der Honigdrüsen der Cruciferen betrifft, so ist vor allem maßgebend, daß er ohne Rücksicht auf seine Übersichtstabelle zwei umstehend wiedergegebene Verwandtschaftsgruppen aufstellt, die *Cheirantheae* und *Lunarieae*, die unter Beihilfe der Nektarien auf Grund anderer morphologischer Merkmale gebildet werden. Die Nektarien dienen dann neben den Narbenmerkmalen zur Diagnose der Gattungen innerhalb der beiden Gruppen, woraus sich ganz klar ergibt, daß die Einteilung in *Cr. dicentriche* und *quadricentriche* keine systematische sein soll.

Cheirantheae (13; S. 415).

Stimma con lobi divaricati e grossi	sempre dicentriche	Un nettario circondante interamente la base di ciascun filamento corto *Cheiranthus* L.	
		Un nettario circondante una parte esterna di ciascuna inserzione dello stame breve *Schizopetalum* Sims.	
	dicentriche e quadricentriche	Un nettario circondante interamente la base di ciascuno stame breve, o due nettarii, . . . uno per lato di ogni filamento corto e papille stimmali più ridotte . . . *Matthiola* R. Br.	
Stimma con lobi più stretti e con papille più corte	dicentriche con un nettario circondante la parte interna ed i lati di ciascuno stame breve	Foglie cauline non cordate nè abbraccianti *Hesperis* (Tourn.) L.	
		Foglie cauline cordato-abbraccianti	petali gialli . . . *Conringia* Heist.
			petali mai gialli . . . *Moricandia* DC.
Stimma con lobi strettissimi assai allungati e con papille ridotte	dicentriche con un nettario posto tra ciascuno stame breve e l'ovario	Siliqua deiscente . . . . *Malcolmia* R. Br.	
		Siliqua indeiscente . . . . *Chorispora* DC.	

Lunarieae (13; S. 416).

dicentriche	due nettarii, ognuno circondante a ferro di cavallo, aperto all' infuori, l'inserzione staminale breve . . . *Lunaria* (Tourn.) L.
	due nettarii, ognuno circondante una parte esterna di ciascuna inserzione dello stame breve . . . . . . *Aubrietia* Adans.
	due nettarii, ognuno posto tra ciascuno stame breve e l'ovario . . . . *Ricotia* L.
quadricentriche	quattro nettarii inseriti due ai lati di ciascuno stame breve . . . . *Fibigia* Medic.

Was die *Cr. quadricentriche* im allgemeinen anbelangt, so äußert sich Villani wie folgt: „Dalla divisione da me fatta in sei gruppi delle *Crocifere quadricentriche* chiaramente appare come ognuno di essi riunisce generi tra loro affinissimi. I più ricchi sono certamente il secondo, il quarto ed il sesto gruppo, al quale dal genere *Sinapis* (Tourn.) L., do il nome di Sinapee.“ Er hält also die nach der Stellung der Nektarien gebildeten 6 Untergruppen der *Cr. quadricentriche* für natürliche Verwandtschaftsgruppen, über die system. Zusammengehörigkeit der 6 Untergruppen der *Cr.*

quadricentriche äußert er sich aber nicht. Außer den 3 Gruppen der *Cheirantheae, Lunarieae* und *Sinapeae,* werden von ihm weitere natürliche systematische Gruppen nicht aufgestellt. Vielmehr wird diesbezüglich ausdrücklich auf die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen hingewiesen: „Ripeto che il numero poco rilevante di *Crocifere* non mi permette in questo lavoro di trattare ampiamente del valore dei nettarii nella loro classificazione" (13; S. 416).

Villanis Ansicht von der systematischen Bedeutung der Nektarien im allgemeinen dürfte jedoch am deutlichsten aus folgendem Zitat zu ersehen sein, obwohl dasselbe in dem Zusammenhang, in welchem es steht, nicht generell gebraucht ist: „In quanto alle siliculose, ammessa la prima divisione fatta dalla maggior parte degli autori in *latiseptae, angustiseptae e nucamentaceae,* divisione, che ha moltissimi lati pregevoli, credo che, combinando i caratteri della larghezza o ristrettezza del tramezzo, della deiscenza od indeiscenza della silicula, con quelli dei nettarii e degli stimmi, si possano meglio classificare e scoprire sicure affinità tra generi che poco differiscono tra loro" (13; S. 417). Daraus geht hervor, daß Villani nicht daran denkt, wie man aus seiner Übersichtstabelle vielleicht vermuten würde, die Nektarien als systematisches Haupteinteilungsprinzip der Cruciferen zu verwenden, daß er vielmehr an der üblichen Einteilung nach der Fruchtform festhält. Zur Gattungsdiagnose innerhalb der großen Gruppen hält er sie jedoch für sehr geeignet. Daß kleinere Gruppen nach Villani einheitliche Drüsenausbildung besitzen können *(Sinapeae, Cheiranthea, Lunarieae)*, würde schon erwähnt.

Viel größeres Interesse als seine systematischen Bestrebungen erregte in mir Villanis Versuch, einen einheitlichen Grundtypus für die mannigfaltigen Drüsenformen der Cruciferen aufzustellen: „Dopo ciò è possibile riferire tutte le diverse posizioni dei nettarii ad una forma tipica?" fragt er auf S. 431 seiner Arbeit; und im Zusammenhang mit seiner Ansicht, daß die Nektarien der Cruciferen Reste zweier ausgefallener dimerer Staubblattkreise, also metamorphosierte Staubgefäße sind, beantwortet er die Frage wie folgt: „Dalle mie considerazioni dunque si rileva che tutte le diverse forme di nettarii possono benissimo ritenersi derivate da una forma tipica quadricentrica, in cui essi trovansi inseriti esternamente agli stami; due, uno alla base di ciascuno stame breve, e due, uno alla base e tra ciascuna coppia di stami lunghi" (13; S. 435). Hier wird also eine besondere Form des Typus »*quadricentriche*« als Grundtypus der Cruciferen-Nektarien hypostasiert, von welchem alle übrigen Typen abzuleiten sind.

Die medianen Drüsen bieten dieser Theorie in der Tat keine Schwierigkeit, hauptsächlich aus dem Grunde, weil sie eine nahezu konstante Lokalisation besitzen. Sie liegen nämlich außerhalb der langen Staubgefäßpaare. Wo sie in doppelter Anzahl auftreten, läßt Villani eine Spaltung der ursprünglich einfachen Drüsen eintreten. — Anders steht es bei den lateralen Nektarien. Hier

zeigen nicht nur die Zahlen-, sondern auch die Stellungsverhältnisse bei den verschiedenen Cruciferen beträchtliche Verschiedenheiten. Bevor ich daher zur Darstellung der durch Villani versuchten Ableitung dieser verschiedenen lateralen Drüsenformen aus seinem hypothetischen Grundtypus übergehe, soll zuerst in der folgenden Tabelle eine Übersicht über die Haupttypen der lateralen Drüsen gegeben werden. Die einzelnen Typen werden der Kürze halber nach charakteristischen Repräsentanten benannt, doch beziehen sich diese Termini (Heliophilatypus, Arabistypus usw.) ausschließlich auf die Ausbildung der lateralen Nektarien, ohne auf eventuell außerdem noch vorhandene mediane Drüsen Rücksicht zu nehmen. Die Berechtigung zu dieser Vernachlässigung der medianen Drüsen wird später nachgewiesen werden.

Laterale Drüsenformen.

1. Heliophilatypus: An der äußeren (unteren) Basis des kurzen Filamentes eine einfache Honigdrüse.

2. Sinapistypus: An der inneren (oberen) Basis des kurzen Filamentes ein einfacher Drüsenhöcker (Taf. XIII, Fig. 21).

3. Alyssumtypus: An jeder Seite des kurzen Filamentes (rechts und links) ein einfacher Drüsenhöcker (Taf. XIII, Fig. 11,18).

4. Sisymbriumtypus: Ein ringsum geschlossener Drüsenwall um die Basis des kurzen Filamentes herum (Taf. XIII, Fig. 6,26).

5. Arabistypus: Ein halbkreisförmiger, innen offener Drüsenwulst um das kurze Filament herum (Taf. XIII, Fig. 4, 15).

6. Erysimumtypus. Ein halbkreisförmiger außen offener Drüsenwulst um das kurze Filament herum (Taf. XIII, Fig. 16, 17).

Den Sinapis- und den Alyssumtypus leitet Villani folgendermaßen ab: „Nel gruppo delle *Sinapee* . . . il nettario posto tra ciascun stame breve e l'ovario deriva, come ho detto, da un nettario che da prima era situato esternamente, poscia, dopo essersi diviso, per la pressione dovuta all' incurvamento dello stame, in due parti, queste si trasportarono internamente al corto filamento, concrescendo del tutto in alcuni generi (*Sinapis*, *Brassica*, *Diplotaxis* ecc.), in parte in altri (*Crambe* ecc.).

Also durch Spaltung der Heliophiladrüse unter dem Druck des sich zurückbiegenden kurzen Filamentes und Hinaufrücken der beiden Teildrüsen auf dem schrägen Torus soll die Entstehung des Alyssumtypus, durch Wiedervereinigung der Teildrüsen hinter dem Staubfaden, zwischen diesem und dem Ovarium, die Entstehung des Sinapistypus vor sich gegangen sein. In Hinsicht auf den Alyssumtypus ist Villani insofern inkonsequent, als er ihn im deskriptiven Teil seiner Abhandlung (13; S. 401, bei Matthiola) aus dem Sisymbriumtypus durch Spaltung des Ringes an zwei Stellen (in der Symmetrale der Blüte) hervorgehen läßt. Wie die Entstehung des letzteren zu denken wäre, darüber äußert sich Villani nicht; im deskriptiven Teil wird er nur beschrieben.

Für die Beurteilung der Hypothese Villanis ist zunächst wichtig, daß sich keine einzige Crucifere namhaft machen läßt und

auch von Villani selbst keine angegeben wird, bei welcher der hypothetische quadricentrische Grundtypus der Nektarien noch gegenwärtig vorhanden wäre. Denn *Heliophila,* welche von Villani in diesem Zusammenhang genannt wird, besitzt keine medianen Drüsen. Diese eine Tatsache ist schon geeignet, Mißtrauen gegen den Villanischen Grundtypus einzuflößen.

Dazu kommt aber noch, daß diese Hypothese auf dem Boden einer staminoidalen Auffassung der Nektarien gewachsen ist, einer Auffassung, die seit Eichlers Untersuchungen über den Blütenbau der Cruciferen und Fumariaceen (4) kaum mehr ernstlich in Frage kommen kann. Es ist auch für die Staminoidal-Hypothese keine Empfehlung, wenn sie zu ihrer Durchführung einer Hilfshypothese bedarf von der Unwahrscheinlichkeit der oben wiedergegebenen über die Ableitung des Sinapis- aus dem Heliophilatypus der lateralen Drüsen. Denn in dieser Hilfshypothese wird nichts geringeres behauptet, als daß ein äußerer und ein innerer dimerer (wenngleich metamorphosierter) Staminalkreis — der äußere vertreten durch die lateralen Nektarien des Heliophilatypus, der innere durch die lateralen Staubgefäße — ihre gegenseitige Lage im Diagramm vollständig vertauschen können, so daß aus dem äußeren metamorphen Staminalkreis ein innerer (Sinapistypus) werden kann und umgekehrt. Und dies nicht durch einfache gegenseitige Verschiebung, sondern durch Spaltung der äußeren Staminodien unter dem Druck der inneren und Wiedervereinigung der Spaltungsprodukte hinter dem ursprünglich inneren, nunmehr aber zum äußeren gewordenen Kreise. Man tut dieser Hypothese wohl kein Unrecht an, wenn man sie als absurd bezeichnet.

Überhaupt glaube ich, daß eine jede Staminaltheorie der Nektarien an den verschiedenartigen Stellungsverhältnissen der lateralen Drüsen scheitern muß. Wenn ich einige Andeutungen Villanis (13; S. 436) richtig verstehe, ist bereits von Nicotra (7) versucht worden, die Cruciferen-Nektarien auf einen Grundtypus zurückzuführen und zwar ebenfalls auf Grund einer staminoidalen Auffassung der Drüsen. Nur daß dieser, wie mir scheint, die lateralen Drüsenformen aus dem Sinapistypus ableiten will. Daß für diesen Versuch die Schwierigkeiten dieselben bleiben, ist ohne weiteres klar. Denn um den Heliophilatypus daraus zu erklären, müßte man ebenfalls die beiden lateralen Staminalcyklen ihre Plätze vertauschen lassen, nur in umgekehrter Richtung. Die Staminaltheorie wäre wohl nur zu retten durch Annahme von zwei lateralen dimeren metamorphen Staminalkreisen, so daß im ganzen drei laterale ursprüngliche Staminalzyklen anzunehmen wären. Das gäbe zusammen mit den medianen fünf ursprüngliche Staminalkreise. Durch Metamorphose der äußeren medianen und bald der inneren (dritten), bald des äußeren (ersten) lateralen Kreises in Honigdrüsen, ferner durch Spaltung in diesen Zyklen könnten dann die verschiedenen Drüsengestalten und Stellungen abgeleitet werden. Aber ich glaube nicht, daß sich für eine derartige Annahme andere stichhaltige Anhaltspunkte als die Existenz von Honigdrüsen an den in Frage stehenden Punkten finden lassen würden.

Übrigens läßt sich die Staminalhypothese meiner Ansicht nach einer Probe aufs Exempel unterwerfen. Sind die Drüsen metamorphe Stamina, dann hat man zum mindesten dort, wo sie zungen- oder fadenförmig entwickelt sind, also etwa den Filamenten der ausgefallenen Stamina entsprechen (z. B. mediane Drüsen von *Arabis alpina,* laterale von *Alyssum calycinum*), Reste von Leitsträngen zu erwarten, während sie bei einfachen Torusemergenzen fehlen dürften. Es fehlt mir augenblicklich das geeignete Material, um dieser Frage näher zu treten.

3. Velenovsky.

Das nunmehr zu besprechende grundlegende Tafelwerk Velenovskys (12), im Jahre 1883, also bedeutend früher als die Arbeit Villanis erschienen, stellt das wichtigste Werk der gesamten Literatur über Cruciferen-Nektarien dar. Zu bedauern ist nur, daß es infolge einer Abfassung in tschechischer Sprache, die wohl nur wenigen Botanikern geläufig sein dürfte, viel zu wenig bekannt und gewürdigt ist. Die später zu besprechende Abhandlung Bayers (1), eines Schülers Velenovskys, ist zwar auf der Grundlage des Velenovskyschen Werkes verfaßt und sollte offenbar einerseits eine Übersetzung des letzteren ins Deutsche ersetzen, andererseits eine Weiterführung der Velenovskyschen Studien versuchen, sie kann aber das Velenovskysche Original schon aus dem Grunde nicht ersetzen, weil sie einige wichtige Gedanken und Anschauungen Velenovskys, die für die systematische Bedeutung und Verwendung der Honigdrüsen von der größten Tragweite sind, bei der Aufstellung und Begründung eines Cruciferensystems auf der Grundlage der Nektarienausbildung nicht nur unbenützt läßt, sondern auch ganz entstellt zur Darstellung bringt. So konnte es kommen, daß ich die von mir auf Grund der Lektüre der Arbeiten Bayers, Hildebrands und Villanis als allgemeines Prinzip erkannte Ableitung der medianen Drüsen von den seitlichen Ausläufern der lateralen später, als es mir endlich gelungen war, der Arbeit Velenovskys habhaft zu werden und sie mit einiger Mühe zu lesen, in diesem Werke bereits vorfand. Bei Bayer findet sich nur bei der Besprechung der „*Arabideae*“ eine Andeutung davon. Daß Velenovsky sie ganz allgemein auf die medianen Drüsen überhaupt anwendet, davon ist dort nichts gesagt. Vielmehr ist man geneigt, Bayer auf Grund anderer von ihm geäußerter Ansichten geradezu für einen Anhänger eines entgegengesetzten Standpunktes zu halten.

Dazu kommt noch, daß die Abhandlung Velenovskys mit 5 großen Tafeln mit über 200 Figuren ausgestattet ist, deren Studium allein schon der Mühe wert ist, auch wenn man in den Text nicht eindringen kann, während Bayer auf 2 Tafeln nur ungefähr 60 Figuren und davon 20 schematische Diagramme seiner Abhandlung beigegeben hat.

Die große Bedeutung, die ich diesem Werke beimesse, möge es entschuldigen, wenn ich etwas eingehender auf die darin niedergelegten Ergebnisse und Anschauungen eingehe und mir wichtig erscheinende Stellen in einer deutschen Übersetzung, so gut oder so schlecht sie mir meine nur sehr bescheidene Kenntnis der tschechischen Sprache zu liefern erlaubt, einem weiteren Leserkreise vorlege. Die Sperrungen in den Zitaten rühren von mir her, wenn das Gegenteil nicht ausdrücklich angemerkt ist.

I. Über die morphologische Natur der Nektarien äußert sich Velenovsky folgendermaßen: „In keiner Weise kann man diesen Drüsen irgend einen besonderen Blattwert beilegen. Sie sind weder Metamorphosen von Staubgefäßen noch von irgendwelchen anderen Blütengliedern, noch auch Teile von solchen (z. B. von Staubgefäßen), wir müssen sie vielmehr in dieselbe Kategorie rechnen wie alle Haare, Borsten und Stacheln . . . (Emergenzen, Metablasteme)“ (12; S. 46).

Gegen Hildebrands Meinung, die Drüsen seien Teile von Staubgefäßen, richtet sich insbesondere folgende Stelle: „Am ehesten könnte es scheinen, daß sie zu den Staubgefäßen gehören, daß sie Teile von ihnen sind (s. Hildebrand l. c., S. 24), weil sie stets zusammen mit den Staubgefäßen anzutreffen sind und sich eng an diese anlegen. Aber wenn wir beachten, an welchen Orten überall die Drüsen hervorkommen, so sehen wir, daß es durchaus die Stellen zwischen den Staubgefäßen und den übrigen Blütenteilen sind, daß sie weder mit den Staubgefäßen noch mit irgendwelchen anderen Blütenteilen in Zusammenhang stehen. Daß sie sich eng neben den Staubgefäßen entwickeln, hat seinen biologischen Grund darin, damit das mit seinem Saugrüsselchen Honig suchende Insekt gerade zwischen den Staubfäden und Staubbeuteln eindringe und aus ihnen den Pollen sammle oder aus anderen Blüten bereits gesammelten umso leichter auf die Narbe übertrage . . .“ „Wenn wir manchmal eine ganze große Drüse an Stelle eines ausgebildeten Staubgefäßes finden *(Stenophragma, Draba muralis)*, so dürfen wir hier nicht etwa denken, daß diese Drüse das Staubgefäß selbst ersetzt, daß sie eben deshalb, weil sie an dessen Stelle steht, ein umgewandeltes Staubgefäß sein soll. Sondern umgekehrt, daß die Drüse sich umso stärker entwickelte, wenn das Staubgefäß abortiert war, ist uns ein Beweis dafür, daß sie mit dem Staubgefäß nichts gemein hat, daß sie auch nicht ein Teil von ihm ist; denn wenn das Staubgefäß vollständig unentwickelt geblieben wäre, so hätten sich auch dessen Teile nicht entwickelt, und umso weniger wären sie noch mehr gewachsen“ (12; S. 46).

II. Über das Verhältnis der oberen (medianen) Drüsen zu den unteren (lateralen): „Nie fand ich, daß die unteren Drüsen fehlten . . . . .“ „Dafür aber fehlen die oberen sehr häufig, ja manchmal fehlen sie bei einer Art, während sie bei den übrigen zahlreichen verwandten Arten entwickelt sind (z. B. *Cardamine digitata, Erysimum Kunzeanum, Brassica balearica*); und solcher Fälle, wo sie bei einer Gattung fehlen, während sie in

allen verwandten Gattungen gut entwickelt sind, gibt es noch mehr (z. B. *Nasturtium, Conringia, Moricandia)*. Ihr Fehlen ist aber für einige Gattungsgruppen sehr charakteristisch, konstant, so bei den *Alyssineae, Lunarieae, Cheirantheae* . . .“ Von den seitlichen Drüsen ziehen sich oft seitliche Ausläufer (Wälle) bis unter die längeren Filamente hin, die am Ende meist mehr oder weniger angeschwollen sind (Fig. 12, 23, 24). Diese seitlichen Ausläufer nun sind nach Velenovsky bald stark entwickelt (Fig. 12, 24), bald nur in Form schmaler Streifen (Fig. 15); bald ganz, bald in der Mitte mit spitz zulaufenden Enden (Fig. 29) durchgetrennt, bei manchen Pflanzen auch vollständig verschwunden (z. B. bei den *Brassiceae* (Fig. 28). Bald sind sie nur kurz (Fig. 23), und dann ist es klar, daß die ganze Bildung zu den lateralen Drüsen gehört, bald von größerer Länge, in welchem Falle die angeschwollenen Enden als obere Drüsen erscheinen (Fig. 12, 15). „Der Umstand, daß die unteren Drüsen nie abortiert sind, daß aber umgekehrt die oberen sowie die seitlichen Wälle sehr unbeständig sind, muß uns darauf führen, daß in Wirklichkeit nur untere Drüsen vorhanden sind, welche gewissermaßen die ursprünglichen sind, wichtiger als die oberen und die seitlichen Wälle . . .“ „Die seitlichen Wälle sind nichts anderes als seitliche Ausläufer der unteren Drüsen; manchmal erscheinen sie nur als stärker quergezogene untere Drüsen (so bei *Draba aizoides, Capsella*), ein anderes Mal tritt diese Verlängerung viel stärker auf, so daß wir schon einen deutlichen Wall vor uns haben *(Neslia, Camelina, Peltaria, Ochthodium)*, bis schließlich die beiden einander entgegenlaufenden Wälle in der Mediane miteinander verschmelzen (Fig. 13 und 27). Die oberen Drüsen sind nichts anderes als die angeschwollenen Enden der seitlichen Wälle;[1]) das haben wir an vielen Beispielen schon gesehen: *Arabis sagittata, procurrens* u. a. Das geht aber auch aus dem Umstand hervor, daß wenn die oberen Drüsen in Zweizahl und voneinander getrennt stehend vorhanden sind, sie durch keinen noch so kleinen Wall miteinander verbunden sind“[1]) (12; S. 43), wohl aber nicht selten mit den unteren (Fig. 15).

„Wenn die beiden angeschwollenen Enden der seitlichen (Drüsen) in eines zusammenwachsen, entsteht eine einfache obere Drüse (Fig. 13, 14); bei *Arabis sagittata* sahen wir Fälle, wo zuerst noch zwei freie Drüsen waren, im zweiten Fall schon verschmolzen in eine“ (12; S. 43).

III. Über sekundäre drüsige Keile. „Im Falle, daß diese Zähne (= die angeschwollenen Enden der von den lateralen Drüsen ausgehenden Seitenwälle) nahe beisammenstehen, geschieht es sehr häufig, daß sich zwischen ihnen noch ein Zahn ausbildet, so daß dann eng beisammen drei Zähne in einer Reihe liegen *(Erysimum, Arabis)*. Es ist bei den Drüsen eine gewöhnliche Erscheinung, daß dort, wo zwei Wall-Enden sich

---

[1]) Sperrung von Velenovsky.

stark nähern ohne zu verwachsen, sie zwischen sich keine Spalte lassen, sondern sich zwischen ihnen ein kleiner Keil entwickelt, welcher dann zwischen sie wie eingeschoben ist (*Hesperis matronalis, Draba aizoides* [Fig. 30], *Erysimum crepidifolium* u. a.); und stets deutet uns dieser Keil an, daß hier keine Verwachsung von Wällen sein soll, weil wir sie bei verwandten Arten tatsächlich offen, nicht zusammengewachsen finden. Und von derselben Bedeutung sind eben auch die mittleren Zähne zwischen den beiden seitlichen" (12; S. 43). — „Wir können in einem solchem Falle die Drüsen (die unteren von *Hesperis matronalis)* als offen auffassen" (12; S. 6).

IV. Über die Haupttypen der Cruciferen-Nektarien (12; S. 44): „Was die Drüsenform anbelangt, kann man drei Haupttypen aufstellen, auf welche man alle ihre verschiedenen Formen zurückführen kann."

„Der erste Typus ist: Die untere Drüse als fünfseitiger ringsherum ganzer, überall gleichstarker Wall (Fig. 26); nach seitwärts verlängert sie sich in mächtige, mit der Drüse selbst inbezug auf Dicke fast übereinstimmende Wälle, welche dann mit der oberen, als ebenso dicker Querwall entwickelten Drüse verschmelzen (Fig. 27). Diesem Typus kommt die Gattung *Sisymbrium* am nächsten."

„Dadurch nun, daß der vollständige drüsige Ring der unteren Drüse vorn oder hinten offen wird, daß er sich vorn oder hinten verschmälert, dagegen auf der entgegengesetzten Seite stark anschwillt, daß die seitlichen Wälle mehr oder weniger verschwinden, daß die oberen Drüsen verschiedene Gestalt annehmen, entstehen dann die verschiedenen Drüsenformen, welche für die einzelnen Gruppen charakteristisch sind."

„So gehören zu diesem Typus die Drüsen in der Gruppe der *Sisymbrieae*, die ihm, wie gesagt, am nächsten kommen. — Bei den *Arabideae* verändert er sich dahin, daß die unteren Drüsen vorn am mächtigsten und ganz sind, während sie hinten offen sind (Fig. 4, 15); die seitlichen Wälle sind hier schon schwächer entwickelt und die oberen Drüsen besitzen verschiedene Gestalt (Fig. 4, 15) — Bei den *Erysimeae* sind die unteren Drüsen umgekehrt hinten am mächtigsten und ganz, während sie vorn offen und schwach sind (Fig. 16, 17); die oberen sind hier von verschiedenem Aussehen, meist zwei- oder dreizähnig, die seitlichen Wälle entweder verkümmert oder ziemlich stark entwickelt. -- Bei den *Cheirantheae* endlich wird dieser Typus am abweichendsten; hier schwinden sowohl die seitlichen Wälle als auch die oberen Drüsen und die unteren sind sowohl vorn als auch hinten offen und in radialer Richtung (in der Blüte) stark gestreckt" (Fig. 10). „Im Allgemeinen kommt dieser Typus also bei den *Siliquosae* vor."

„Der zweite Typus ist: die unteren Drüsen stehen hinter dem Staubgefäß, sie sind einfach, ganz, prismatisch kantig; die oberen sind entweder gebrochen (?; lomené) oder andersgestaltet, aber stets einfach; kein seitlicher Wall." (Fig. 21.)

„Dieser Typus ist sehr spezifisch und konstant in der Abteilung der *Brassiceae*. Wie ich schon früher gezeigt habe, können

wir diese Form der unteren Drüsen ganz gut auf die Drüsen des vorigen Typus zurückführen, indem wir uns an die Übergangsformen bei *Biscutella raphanifolia, B. Columnae, Erucastrum arabicum, Conringia orientalis* und *Erysimum Kunzeanum* erinnern." . . . . „Wir sehen also, wie dieser scheinbar so besondere Typus dem vorigen sehr verwandt ist, geradeso wie die Pflanzen in der Gruppe *Brassiceae* insgesamt lauter *Siliquosae* sind; kommt bei einigen Gattungen die lomenta vor, so ist dies nur eine anders abgeänderte siliqua."

„Zum dritten Typus gehören die Drüsen, wie wir sie durchwegs bei den *Siliculosae* angetroffen haben: Die unteren Drüsen sind von dreiseitiger Gestalt;[1]) die oberen teils fehlend, teils stets einfach und von demselben Aussehen wie die unteren." (Fig. 11, 18.)

„Dadurch, daß sich die dreiseitige Gestalt der unteren Drüsen mehr oder weniger abrundet und so die dreiseitige Form verloren geht, gibt es wieder verschiedene Variationen im Aussehen. Bei verschiedenen Gattungen (*Cardaria* u. a.) verlängert sich die untere Drüse nach seitwärts sehr deutlich, so daß uns hier ein Wall erscheint ähnlich wie bei den *Siliquosae;* dieser Wall ist sehr mächtig und verschmilzt nie mit der oberen Drüse. Ähnlich verhält es sich ungefähr bei *Thlaspi montanum* (Fig. 24), wo überhaupt der Siliculosentypus der Drüsen am wenigsten deutlich ist. Gewöhnlich kommen in diesem Typus obere Drüsen nicht vor und sind sie doch vorhanden, dann sind sie von ganz anderer Gestalt als wir sie bei den früheren Typen gesehen haben. Sie sind insgesamt dreiseitig und zwar in der Weise, daß sie sich stark nach rückwärts verlängern und so zwischen den beiden oberen Staubgefäßen stecken, ja bei *Coronopus Ruellii* sind sie vollends auf die andere Seite gerückt; und stets sind sie einfach." (12; S. 44.)

„Bei den *Nucamentaceae* begegnet uns endlich ein Gemisch von allen drei Typen ganz analog den anderen Merkmalen der Gattungen aus dieser Abteilung. Bald sollte eine Pflanze eigentlich dahin gehören, bald dorthin." (12; S. 45.)

„Die Gruppe jener Gattungen, die ich insgesamt in die Abteilung der *Nucamentaceae* einbezogen habe, enthält anscheinend sehr verschiedene Gestalten; wenigstens kann man weder in der Gestalt der Frucht noch auch in der Lage der Wurzel zum Keimblatt noch auch in irgend etwas anderem ein richtiges, allen gemeinsames Merkmal finden. Und doch ist es ebenso unmöglich, mit voller Berechtigung auch nur eine einzige der angeführten Gattungen anderswo anzuschließen. Es gibt hier den *Siliquosae, Siliculosae* und *Brassiceae* nahestehende Formen, und dies bald auf Grund der Drüsenform, bald nach der Fruchtform, bald nach den Narben, Samen und anderen Merkmalen."

„Und doch tun wir am besten, wenn wir sie in einer besonderen Gruppe vereinigen . . . ." (S. 34.)

„Die gemeinsamen Merkmale der *Nucamentaceae* sind daher: Frucht von verschiedener Beschaffenheit, bald als Schötchen, bald

---

[1]) Je eine rechts und links vom kurzen Staubgefäß.

als Schote, aber stets nicht aufspringend oder wenigstens mit auch zur Zeit der Reife in den Fächern eingeschlossenen Samen; oder wenn die Frucht aufspringend ist, dann verbleibt der harte Griffel auf den harten Klappen, keinesfalls aber auf der Scheidewand ..." (12; S. 36.)

V. Über den systematischen Wert der Nektarien:

„Daraus, daß diese Drüsen Erzeugnisse des Blütenbodens sind, daß sie in den Lücken zwischen den Blütenteilen emporwachsen und daß daher ihre Gestalt direkt von der Konfiguration und Gestaltung dieser Teile abhängig sein muß, ist zu schließen, daß ihre Gestalt in ähnlich entwickelten Blüten ebenfalls untereinander ähnlich sein muß; und weil, je näher eine Art der andern verwandt ist, sie desto ähnlicher entwickelte Blüten hat, so müssen also die Drüsen unter sich um so ähnlicher sein, je näher die Pflanzen, denen sie angehören, verwandt sind."

„Also müssen wir schon aus diesen Gründen a priori urteilen, daß sie sich in der Systematik der Cruciferenfamilie verwenden lassen."

„Und die Tatsachen belehren uns darüber am besten. Wir haben gesehen, daß, je näher einander in einer artenreichen Gattung zwei Arten stehen, sie sicher auch ähnliche Drüsen haben, daß sich innerhalb der Gattungen sogar Sektionen auf Grund der Drüsen unterscheiden lassen *(Cardamine [Dentaria]);* wir haben gesehen, daß verwandte Gattungen auch ähnliche Drüsen haben, wenngleich in der detaillierteren Gestaltung genug verschieden. Ja wir haben erkannt, wie schön sich ein bestimmter Typus bei den *Siliquosae, Siliculosae, Brassiceae* und *Nucamentaceae* zu erhalten pflegt; bei den *Brassiceae* ließ sich die Drüsenform leicht auf diejenige Form zurückführen, welche die *Siliquosae* besitzen — und tatsächlich sind die *Brassiceae* auch nur eine Abteilung der *Siliquosae.* Unter den Gattungen der Gruppe der *Nucamentaceae* gehören die Pflanzen mehr oder weniger in ihren Merkmalen bald dieser, bald jener Abteilung an, aber dennoch haben sie sichere natürliche Merkmale, welche sie zu einem Ganzen vereinigen; und geradeso verhalten sich auch ihre Drüsen." (12; S. 47.)

„An mehreren Stellen haben wir darauf hingewiesen, wie die Drüsenform auch mit anderen natürlichen Merkmalen zusammenhängt. So entspricht vor allem die Form und Beschaffenheit der Frucht, die Zahl der Fächer und Samen stets gut der Drüsenform, so auch oft die Farbe der Blüten, die Beschaffenheit des Pistills, der Narbe und der Staubgefäße."

„Gewöhnlich verwendet man als Haupteinteilungsgrund die Lage des Würzelchens zu den Keimblättern und die Art der Zusammenlegung der Keimblätter, aber wir wurden gewahr, daß selten wo dieses Merkmal sich auch mit den anderen natürlichen Merkmalen und insbesondere mit der Drüsenform in Einklang bringen läßt." (12; S. 48.)

VI. Über die Variabilität der Drüsenform macht Velenovsky ebenfalls recht bemerkenswerte Angaben:

„Ich untersuchte stets nicht eine, zwei oder einige Blüten, sondern stets eine ganze Reihe, manchmal auch von Pflanzen verschiedener Standorte, nur um mich sicher von dem Charakter ihrer Drüsen zu überzeugen, denn diese sind manchmal von sehr veränderlicher Gestalt . . . .“

„Alle Figuren sind mit Hilfe der camera lucida gezeichnet, teils weil die Drüsen rasch gezeichnet werden mußten, da manche in der warmen Luft in einigen Augenblicken vertrocknen und so ihre Form schwindet, teils . . .“ (12; S. 4.)

„Es ist beim Studium der Drüsen beinahe hinderlich, daß wir sie auf derselben Pflanze, in denselben Blüten so verschiedengestaltet finden. Aber nie sind derartige Abweichungen von solcher Art, daß sie am Drüsentypus etwas änderten (?). Es ist nur nötig, stets mehrere Blüten zu untersuchen und wir erkennen sofort, was für die Drüse normal ist und was eine Nebenerscheinung.“

„Worin solche Abweichungen sich äußern, ist etwa folgendes: Die Drüsen pflegen an ganz unbestimmten (?) Stellen eingeschnürt, durchgezwickt zu sein, manchmal sind sie mit einer schmalen Spalte offen, ein andermal tatsächlich ganz, manchmal ist der seitliche Wall ganz, ein andermal eingeschnürt oder durchrissen; die Höcker oder Lappen sind verschieden groß, Sättel oder Gruben verschieden tief; die oberen Drüsen sind manchmal einfach, manchmal doppelt *(Arabis)*, oder nach seitwärts gegen die unteren verschoben . . .“ (12; S. 45).

Die folgenden Seiten geben Velenovskys systematische Übersicht über die von ihm untersuchten Cruciferen wieder (11; S. 48 ff.). Die a linea gesetzten Zitate nach anderen Autoren stehen in einem gewissen Gegensatz zu den Angaben Velenovskys und werden weiter unten ihre Erklärung finden. Sperrungen und Ausrufungszeichen, deren Zweck später klar werden wird, sind von mir und dienen nicht zur Hervorhebung des für die Gruppen oder Gattung charakteristischen, sondern dazu, um auf die Lage von Sätteln und Vertiefungen der Drüsenwälle aufmerksam zu machen.

I. **Siliquosae.**

Untere und obere Drüsen, seltener die oberen fehlend; beide durch einen seitlichen Wall verbunden; die unteren bald vorn, bald hinten offen, oder wenn vorn und hinten offen, dann gestreckt und nie von dreiseitiger Gestalt, bald vorn und hinten ganz; die oberen bald einfach, bald anders gebildet.

1. **Cheirantheae.**

Cheiranthus. Drüsen groß, abgeflacht, niedrig, vorn und hinten mit schmaler Spalte offen.

Hildebrand (5; S. 12): *Ch. Cheiri* hat am Grunde der kurzen Filamente einen Wulst, von welchem zwei Spitzen

nach außerhalb rechts und links hervorstehen, die den Honigsaft in die Aussackung des Kelchblattes ausscheiden."

Matthiola (*annua* Sw.). Drüsen groß, verlängert, über den Blütenboden als zwei scharfe hohe Leisten hervorragend, vorn und hinten mit schmaler Spalte offen.

Villani (13; S. 401): „Essi (i nettarii) il più delle volte, sono quattro, due per lato di ciascuno stame breve . . . . . . (*M. incana* R. Br., *M. bicornis* DC.)"; *M. gracea* Sw. und *M. tricuspidata:* „in queste due ultime specie i nettarii sono due, contornanti ciascuno la base degli stami brevi."

Malcolmia („Gattungsmerkmale in Bezug auf die Drüsen lassen sich noch nicht aufstellen — siehe den deskriptiven Teil"). In diesem letzteren ist folgendes zu lesen (12; S. 5):

„*M. africana* L. (Fig. 11). Nur untere Drüsen, vorn sehr breit (ergänze: offen), hinten schmäler offen, von der Gestalt einer dreiseitigen Pyramide, nach den Seiten ohne Ausläufer, obwohl etwas verlängert."

„*M. maritima* Brown. Nur untere Drüsen, vom Typus der Gattung *Brassica*, fünfseitig oder fast dreikantig prismatisch."

Hesperis. Drüsen über den Blütenboden hinreichend stark hervorragend, nicht sehr verlängert, zugerundet, vorn und hinten durch eine schmale Spalte offen.

Villani (13; S. 400): „Le specie *H. matronalis* L., *H. violacea* hanno due nettarii, circondanti ad anello la base degli stami brevi, aperti tuttavia per un breve tratto tra questi ed i sepali corrispondenti" — also hinten geschlossen, vorne offen.

Chorispora. Untere und obere Drüsen; die unteren vorn mit zusammenlaufenden Enden offen, hinten ganz, eingeschnürt; die oberen als zwei freie Zähne von den unteren getrennt.

2. **Erysimeae.**

Untere und obere Drüsen, bald voneinander getrennt, bald durch einen schwachen seitlichen Wall verbunden; die unteren vorne offen, hinten ganz und hier am dicksten.

Barbarea. Untere und obere Drüsen und beide unter sich durch einen schmalen, strichförmigen Wall verbunden; die unteren vorne mit ganzem Durchmesser offen, hinten ganz, dreihöckerig, die oberen einfach, zungenförmig, lang.

Villani (13, S. 405): „Nella *B. vulgaris* R. Br. i nettarii sono quattro, uno circonda internamente la base di ciascun stame corto, terminando ai lati di questo con due rigonfiamenti."

H. Müller (6; S. 164): „An den bei Lippstadt wild wachsenden Exemplaren dagegen (im Gegensatz zu Hildebrand, welcher ungefähr dieselbe Beschreibung liefert wie Velenovsky)

hat jeder der beiden kürzeren Staubfäden an seiner Basis jederseits[1]) eine kleine grüne fleischige Honigdrüse."

Nasturtium. Nur untere Drüsen, vorn breit offen, hinten ganz, zwei- (!) bis dreihöckerig.

Armoracia. Untere und obere Drüsen; die unteren hinten am stärksten, vorn verschmälert, hinten schmal offen, vorn durch einen schwachen Wall geschlossen; die oberen einfach, kegelförmig, mit den unteren durch einen seitlichen Wall verbunden.

Roripa. Obere und untere Drüsen, durch einen seitlichen Wall miteinander verbunden; die unteren hinten mit einer schmalen Spalte offen oder ganz, vorn durch einen verschmälerten Wall geschlossen; die oberen bald einfach, bald doppelt, von sehr wechselnder Gestalt.

Erysimum. Obere und untere Drüsen, voneinander bald getrennt, bald durch einen schwächlichen seitlichen Streifen verbunden; die unteren hinten stets ganz, dreihöckerig, vorne mit zusammenlaufenden Enden offen; die oberen als zwei bis drei Zähne.

Conringia. Nur untere Drüsen, hinten ganz am dicksten, vorne durch einen schmalen Wall geschlossen.

Alliaria. Obere und untere Drüsen sind durch einen seitlichen Wall miteinander verbunden; die unteren hinten und vorne ganz, gleichmäßig dick, an den Seiten offen; die oberen einfach.

3. **Arabideae.**

Obere und untere Drüsen unter sich durch einen seitlichen Wall verbunden oder ganz getrennt; die unteren stets hinten offen, vorne ganz und hier auch am dicksten und verschieden gestaltet; die oberen bald einfach, bald zusammengesetzt und von verschiedener Gestalt.

Cardamine. Obere und untere Drüsen, unter sich bald nicht verbunden (sect. *Cardamine)* bald durch einen schwachen, häufig eingeschnürten Wall verbunden (sect. *Dentaria)*; die unteren mächtig, hufeisenförmig, walzig, hinten offen, vorne ganz; die oberen stets einfach.

Villani (13; S. 405): „nella *C. asarifolia* L. i nettarii posti alla base degli stami brevi sono bipartiti . . . la *C. Plumieri* Vill. ne ha quattro spesso appiattiti e situati due ai lati di ciascun stame breve . . .; nella *C. hirsuta* L. se ne riscontrano sei, quattro due per lato di ciascun stame breve ed uno alla base e tra ciascuna coppia di stami lunghi."

Hildebrand (5; S. 29): „Bei *C. Impatiens* finden wir einen weiteren Schritt zu sechs vollständig getrennten Saftdrüsen, indem die beiden am Grunde der kurzen Filamente

[1]) Sperrung von H. Müller.

liegenden, nur auf der Außenseite dieser mit einem großen Wulst verbunden sind." — *C. hirsuta:* „Die sechs Saftdrüsen liegen zwischen den sechs Filamenten ungefähr in gleichen Abständen verteilt." — *Dent. pinnata:* „Hier findet sich nämlich außer den an der Außenseite der Basis der kurzen Filamente stehenden, an zwei Stellen ausscheidenden zweihöckerigen Saftdrüsen . . ."

Arabis. Obere und untere Drüsen, untereinander durch einen seitlichen Wall verbunden; die unteren vorne ganz, hinten offen; die oberen bald einfach, bald als 2—3 Zähne, bald als angeschwollene Enden der seitlichen Wälle; die Gestalt der oberen und unteren je nach den Arten verschieden.

Boissier (2; S. 165 ff.): Sect. *Turritella* C. A. Mey.: „Glandulae valvariae geminatae vel obsoletae." — Sect. *Cardaminopsis* Boiss.: „Glandulae valvariae geminatae." — Sect. *Pseudarabis* C. A. Mey.: „Glandulae valvares geminatae." — Sect. *Drabopsis* Gris.: „Glandulae valvares geminatae. — Sect. *Lomaspora* DC.: „Glandulae valvariae binae, breves."

Stenophragma. Obere und untere Drüsen, die unteren wie bei *Arabis*, die oberen als zwei Zähne.

Turritis. Ebenso; die oberen als ebener Querwall.

Hildebrand (5; S. 29): „. . . . während die Basis der kurzen Filamente einem Wulst aufsitzt, der rechts und links kurz kegelig hervortritt, als Anfang zu zwei getrennten Saftdrüsen.

4. **Sisymbrieae.**

Untere und obere Drüsen; die unteren umfassen die Basis der kürzeren Staubgefäße als überall gleich dicker, ganzer fünfseitiger Ring, die oberen als ebener Querwall, durch einen gleich dicken seitlichen Wall mit den unteren verbunden, so daß alle sechs Staubgefäße ein zusammenhängender, drüsiger, überall gleich dicker Wall umschließt.

Chamaeplium.

Bayer (1; S. 140): „Die lateralen . . . auf der äußeren und inneren Seite ein wenig sattelförmig" — (1; S. 141): „Celakovskys (3) Angabe, je zwei gesonderte Bodendrüsen zu beiden Seiten der kürzeren Staubgefäße' ist ganz unrichtig". (?)

Sisymbrium.

Villani (13; S. 407): „*S. Sophia* L., in cui quelli (nettarii) che contornano gli stami brevi si presentano a ferro di cavallo aperto all' infuori".

Boissier (2; S. 213): „*Sisymbrii* Sect. *Irio* DC.: „Glandulae valvares utrinque binae." — Sect. *Norta* DC.: „Glandulae valvares semiannulares".

II. **Siliculosae.**

Bald nur untere, bald untere und obere Drüsen; die unteren stets hinten offen, von dreiseitiger oder annähernd dreiseitiger Gestalt; die oberen stets einfach, von dreiseitiger Gestalt, von den unteren stets getrennt.

a. Latiseptae.

Nur untere Drüsen, nie mit seitlichen Ausläufern.

1. **Alyssineae.**

Nur untere Drüsen, vorn und hinten auseinanderstehend, ohne seitliche Ausläufer.

Schiewereckia, *Alyssum*, *Vesicaria*, *Cochlearia*, *Draba*.

Hildebrand (5; S. 19): „Am Grunde jedes kurzen Filamentes befindet sich ein drüsiger Wulst, der an der Außenseite stärker ausgebildet ist als an der inneren".

Bayer (1; S. 172): „Es ist wirklich zu beobachten, daß die nach dem normalen Typus der *Alysseae* gebauten Drüsen bei *Draba aizoides* viel mächtiger ausgebildet sind, daß sie sich vorn unter der Insertion des Staubblattes verlängern, so daß sie mitunter auch mittels eines schwachen und schmalen Streifchens zusammenfließen".

2. **Lunarieae.**

Nur untere Drüsen, ohne seitliche Fortsätze, bald ringsherum ganz, bald hinten offen.

Aubrietia. Nur untere Drüsen, ohne seitliche Ausläufer, hinten mit ganzem Durchmesser offen, vorn ganz und hier am massivsten, in zwei oder mehr Hörnchen endigend.

Hildebrand (5; S. 13): „Bei *A. Pinardi* steht am Grunde jedes kurzen Filaments eine zweizipfelige Saftdrüse".

Lunaria. Nur untere Drüsen ohne seitliche Ausläufer, ringsherum ganz, von dreiseitiger schüsselförmiger Gestalt.

b. Augustiseptae.

Bald nur untere Drüsen und dann an den Seiten in einen Wall verlängert und vorn mit zusammenlaufenden Enden offen oder geschlossen oder prismatisch, durch eine obere Fläche abgeschnitten, bald auch obere und dann sind diese einfach, von den unteren stets getrennt.

a. Nur untere Drüsen, dreiseitig, hinten frei offen, vorn offen oder geschlossen, an den Seiten gewöhnlich wallartig verlängert.

Thlaspi. Nur untere Drüsen, von dreiseitigem Umriß, hinten stets offen, vorn mit zusammenlaufenden Enden offen (oder auch geschlossen) . . .

Villani (13; S. 402): „i nettarii per lo più piccolissimi e tubercoliformi sono quattro, posti due ai lati di ciascun stame breve; spesso concrescono insieme e formano un disco, che contorna la base esterna degli stami con rigonfiamenti ai lati di questi".

Carpoceras. Drüsen klein, undeutlich dreiseitig, hinten mit ganzem Durchmesser offen, vorn durch einen schwachen Wall geschlossen . . .

Hildebrand (5; S. 16): „4 kleine Saftdrüsen je rechts und links innerseits am Grunde der kurzen Filamente".

Capsella. Nur untere Drüsen, undeutlich dreiseitig, hinten offen, vorn bald mit zusammenlaufenden Enden offen, bald durch einen ganzen Wall geschlossen, an den Seiten in einen längeren Wall verlängert.

Teesdalia. Drüsen ähnlich wie bei *Thlaspi.*

Aethionema. Nur untere Drüsen . . ., vorn und hinten auseinanderstehend, ohne seitliche Verlängerungen.

Eunomia. Ebenso.

b. Nur untere Drüsen, vorn und hinten frei auseinanderstehend, prismatisch, mit einer oberen Fläche abgeschnitten, an den Seiten nicht verlängert.

Iberis . . . untere hinten genähert, vorn breit auseinandergestellt.

Hildebrand (5; S. 14): „am Grunde jedes kurzen Filamentes dem Fruchtknoten zu eine Saftdrüse, die aber nicht einfach, sondern zweilappig ist, scheinbar entstanden aus zwei früher getrennten" (*I. pinnata*). — S. 15: „*I. amara* stimmt in Lage und Form der beiden zweilappigen Saftdrüsen mit *I. pinnata* überein."

c. Obere und untere Drüsen oder nur eine Art in der Stellung der oberen; die unteren an den Seiten in einen starken Wall verlängert, hinten frei offen, vorn mit zusammenlaufenden Enden offen oder geschlossen; die oberen einfach, mit den unteren nicht zusammenhängend.

Cardaria . . . die unteren vorn und hinten offen; die oberen dreiseitig.

Physolepidium . . . aber die unteren sind vorn ganz.

Lepidium . . . die unteren vorn und hinten frei auseinanderstehend . . .

Coronopus. Untere und obere Drüsen; alle von gleicher Gestalt und voneinander getrennt, als hohe dreiseitige Kegel.

III. **Nucumentaceae.**

Nur untere Drüsen oder auch obere; die unteren bald prismatisch, in welchem Falle die oberen säulenförmig sind, am Ende mit einer Grube, oder nur untere als ringsherum gleich dicker, bald vorne, bald hinten offener oder an beiden Stellen ganzer Wall; an den Seiten verlängern sie sich in einen langen seitlichen

Wall, welcher mit den oberen Drüsen zusammenhängt, falls sie entwickelt sind; die oberen in diesem Falle bald doppelt, bald einfach, bald als Querwall.

Biscutella. Untere und obere Drüsen. Bald sind die unteren hinten ganz, dreihöckerig, vorn offen und in (zwei!) lange keulenähnliche Anhängsel verlängert und die oberen Drüsen als zwei mit den unteren durch einen schmalen Streifen in Verbindung stehende Zähne (Gruppe der einjährigen Arten, deren Kelche unten mit spornartigen Anhängseln versehen sind: *B. auriculata)*; bald sind die unteren hinter die Staubfaden gestellt, von prismatischer oder wallförmiger Gestalt und in der Mitte eingeschnürt und die oberen sind einfach, säulenförmig, an den Enden mit einer Grube versehen, mit den unteren nicht zusammenhängend (die übrigen einjährigen Arten: *B. Columnae, microcarpa, raphanifolia);* oder die unteren sind hinten mit ganzem Durchmesser offen und vorn als ganzer Wall, die oberen aber prismatisch, einfach, mit den unteren durch einen seitlichen Streifen verbunden (mehrjährige Arten: *B. laevigata*).

Villani (13; S. 409): „Nella *B. laevigata* L., nella *B. ciliata* DC. ecc. sono ancora quattro, i mediani cilindrici o claviformi, il laterali ora bilobi, ora divisi in due piccoli mammelloni tubercoliformi.“

Hildebrand (5; S. 19): „Die vier langen Saftdrüsen, je zur Seite der kurzen Filamente ... liegend“ *(B. auriculata)*.

Bunias. Obere und untere Drüsen; die unteren massiv, überall gleichdick, bald vorn, bald hinten durch eine schmale Spalte offen, oder sowohl vorn als hinten ganz; die oberen einfach oder doppelt, mit den unteren durch einen seitlichen Wall verbunden.

Ochthodium. Nur untere Drüsen; sehr massiv, überall gleichdick, entweder vorn oder hinten durch einen schmalen Spalt offen, oder sowohl vorn als hinten ganz; an den Seiten verlängern sie sich in einen starken zusammengedrückten Wall, welcher den gegenüberliegenden in der Mediane berührt, aber mit ihm nicht verschmilzt.

Myagrum. Untere und obere Drüsen; die unteren hinten und vorn ganz oder durch einen Sattel eingeschnürt oder durch eine schmale Lücke offen, ...

Bayer (1; S. 161): „Der Drüsenwulst, welcher die ganze Basis des kurzen Filamentes umgibt, ist immer an den Seiten am stärksten, an der Innenseite schwach und ausgeschnitten; man kann die lateralen Drüsen als bilobae, zweilappig, betrachten, wie es bei Baillon angegeben ist.“

Villani (13; S. 410): „Nel *M. perfoliatum* L. i nettarii sono sei, inseriti esternamento ciascuno tra uno stame e l'altro.“

Isatis. Untere und obere Drüsen, die unteren vorn und hinten bald geschlossen, bald offen, ...

Hildebrand (5; S. 29): „sechs ganz gleichmäßig entwickelte Saftdrüsen in gleichmäßigen Entfernungen zwischen den Basen der sechs Staubgefäße."

Villani (13; S. 410): „i nettarii sono sei, inseriti esternamente ciascuno tra uno stame e l'altro."

Peltaria. Nur unter Drüsen, im Grundriß von dreiseitiger Gestalt, hinten durch eine enge Spalte offen, vorn mit zusammenlaufenden Enden offen, an den Seiten verlängern sie sich in einen Wall, welcher manchmal mit dem gegenüberliegenden verschmilzt.

Neslia. Nur untere Drüsen, massiv, sehr hoch, hinten stets offen, vorne ganz, aber durch einen Sattel oft tief eingeschnürt, an den Seiten in einen starkem Wall verlängert, welcher aber den gegenüberliegenden nicht berührt.

Villani (13; S. 403): „Anche nella *N. paniculata* Desv. ne ho riscontrato quattro, ora sono disposti come nelle specie precedenti (ciascun paio inserito alla base ed ai lati dei corti stami), ora i due situati ai lati di ciascun stame breve confluiscono tra loro . . . . . all' esterno di esso stame si da far credere trattarsi di due soli nettarii ciascuno contornante esternamente una porzione del filamento corto."

Camelina. Nur unter Drüsen, schüsselförmig ausgehöhlt, hinten breit offen, vorn ganz, obgleich durch einen Sattel oft tief geteilt; an den Seiten verlängern sie sich in einen starken, kurzen Wall.

Bayer (1; S. 168): „Nach Čelakovský sind »Bodendrüsen vier entwickelt, je eine zu beiden Seiten der kürzeren Staubgefäße«. Es ist in der Tat unter jedem kurzen Staubfaden nur eine einzige aber tief zweilappige Drüse wie bei *Neslea* ausgebildet . . . ."

Villani (13; S. 403): „i quattro nettarii posti uno per lato di ciascuno stame breve . . . ."

IV. **Brassiceae.**

Untere und obere Drüsen, die unteren von den oberen stets getrennt, ohne seitliche Wälle, von prismatischer Gestalt, durch die obere Fläche gerade abgeschnitten, hinter das kurze Staubgefäß gestellt; die oberen stets einfach, bald als kantige Säulen, bald gebrochen (?; lomené), nie als Querwall.

Succowia. Die unteren Drüsen hinten am stärksten, in der Mitte durchgeschnürt, vorne offen . . .

Villani (13; S. 409): „Nella *S. balearica* Medic. i laterali, bilobi, contornano una porzione interna del filamente corto."

Erucastrum. Untere Drüsen hoch, bald prismatisch dreiseitig, bald durch Einschnitte in zwei (!) bis drei Lappen zerteilt.

Villani (13; S. 408): „nell' *E. varium* Desv. i carpidiali (nettarii) sono bilobi ed a volte divisi in forma di due piccoli mammelloni."

Eruca. Untere Drüsen niedrig, fünfseitig prismatisch . . .
Diplotaxis. Ebenso.
Brassica. Untere Drüsen prismatisch.
Melanosinapis, *Sinapis*, *Moricandia*, *Rapistrum*, *Raphanus* } Ebenso.
Crambe. Untere Drüsen prismatisch dreiseitig.

Villani (12; S. 409); „il nettario, posto tra ciascuno stame breve e l'ovario . . . . qualche volta bilobo."

4. Bayer.

Beachten wir, daß Velenovsky den Drüsentypus der *Brassiceae* auf seinen ersten Typus *(Sisymbrium)* zurückführt (s. S. 353), so bleiben zwei Grundtypen übrig, welche von ihm selbst in keine genetische Beziehung zu einander gebracht werden, der dritte (*Siliculosae-Alyssum)* und der erste *(Siliquosae-Sisymbrium)*. Es ist aber ohne weiteres klar, daß dieselbe Überlegung, die zur Ableitung des II. Typus aus dem I. führt, auch zur Ableitung des III. aus dem I. gebraucht werden kann. Da die oberen Drüsen accessorisch sind (vgl. oben S. 351), so handelt es sich ja eigentlich nur um die unteren, und wir brauchen nur ein Wort Velenovskys selbst ein wenig zu variieren, um aus dem ersten auch den dritten Typus abzuleiten (vgl. S. 353): „Dadurch nun, daß der vollständige drüsige Ring der unteren Drüse vorn und hinten offen wird, daß er sich vorn und hinten verschmälert, dagegen an den Seiten stark anschwillt" . . . entsteht dann der dritte Typus. Zieht man diese auf Grund der Velenovskyschen Ableitung selbstverständliche logische Konsequenz, dann erscheint der Sisymbriumtypus als einziger Grundtypus, von welchem alle übrigen abzuleiten sind. Velenovskys Schüler Bayer hat denn auch tatsächlich diese Konsequenz gezogen: „Diese Form der Honigdrüsen (der Sisymbriumtypus) repräsentiert — wie schon gesagt — den vollständigsten Typus, wo der ganze Torus zwischen den Staubgefäßen drüsig emporgehoben ist. Von dieser Form kann man alle weiter angeführten Typen leicht ableiten" (1; S. 140). Dieser Anschauung entsprechend gruppiert er dann auch die untersuchten Gattungen in seiner „Übersicht der Verwandtschaftsgruppen", die auf S. 365 wiedergegeben ist, in zwei Reihen, von welchen jede mit einer dem ersten Drüsentypus angehörigen Gruppe beginnt *(Sisymbrieae* — resp. *Isatideae)* und von welchen die zweite *(Siliculosae)* mit dem dritten Typus abschließt, was offenbar auch bei den *Siliquosae* geschehen würde, wenn der dritte Typus hier vorkäme, was aber nach Bayer nicht der Fall ist.

Übersicht der Verwandtschaftsgruppen[1]
nach Bayer (1; S. 138).

A. Siliquosae.

Frucht eine der Länge nach aufspringende Schote *(siliqua)* oder eine nicht aufspringende Gliederfrucht *(lomenta)*, welche wenigstens aus zwei voneinander trennbaren Gliedern zusammengesetzt ist.

I. Saftdrüsen beiderlei Art (laterale und mediane) vorhanden.

1. Saftdrüsen als ein vollständiger, die Basis aller Staubgefäße umgebender, massiver Wulst, die oberen und unteren miteinander verbunden.

Sisymbrieae (Sisymbrium L.; *Chamaeplium* Wallr.)[2])

2. Die lateralen Saftdrüsen als ein Wulst, welcher an der Innenseite offen oder durch eine Lücke unterbrochen ist, die medianen einfach, mit den lateralen verbunden oder 2—3höckerig oder -zähnig.

Arabideae (Arabis L., *Turritis* L., *Roripa* Scop., *Armoracia* G. M. Sch., *Stenophragma* Celak.).

3. Der laterale Drüsenwall an der Außenseite offen oder ausgesattelt (nur bei *Alliaria* ist diese Lücke mit einem akzessorischen Wulst ausgefüllt), an der Innenseite am stärksten, massiv, mit den medianen Drüsen meistenteils deutlich verbunden; diese einfach zungenförmig oder 2—3zähnig.

Erysimeae. (Erysimum L., *Barbaraea* R. Br., *Alliaria* Adans., *Syrenia* Andrg.)

4. Die laterale Drüse als ein hufeisenförmiger Wulst an der Innenseite ganz offen, außen massiv; die mediane Drüse einfach, mit den lateralen durch ein schmales Streifchen verbunden oder vollständig gesondert.

Cardamineae (Cardamine L. inklus. *Dentaria* L.).

5. Die lateralen Drüsen zwei, einfach, frei, prismatisch, je eine hinter dem kurzen Staubfaden stehend; die medianen zwei, je eine einfache Drüse zwischen den beiden Filamenten eines jeden längeren Staubgefäßpaares.

Brassiceae. (Brassica L., *Sinapis* L., *Diplotaxis* DC., *Erucastrum* Sch. d. Sp., *Eruca* Tourn., *Moricandia* DC., *Raphanus* L., *Erucaria* Gaertn., *Crambe* L., *Rapistrum* Desv., *Cakile* Tourn., *Calepina* [vielleicht].)

Cakile maritima Scop.

Bayer S. 155: „Die lateralen zweihöckerig, mitunter fast zweilappig, aber immer als eine einzige Drüse zwischen dem kurzen Staubfaden und dem Fruchtknoten stehend".

---

[1]) Sperrungen von mir.

[2]) Ferner S. 140: „Die lateralen (Honigdrüsen) in Form eines mächtigen Wulstes, welcher die Basis jedes kurzen Filamentes vollständig umfaßt, mehr oder weniger pentagonal, auf der äußeren und inneren Seite ein wenig sattelförmig, aber zusammenhängend ist."

Hildebrand S. 25: „Abweichend verhalten sich die zwischen Fruchtknoten und kurzen Filamenten liegenden Saftdrüsen, indem diese, stark ausscheidend, eine zweilappige Gestalt haben, und so in einem gewissen Übergange zu dem schon besprochenen Vorkommen von 2 getrennten je rechts und links am Grunde des kurzen Filaments befindlichen Saftdrüsen stehen".

II. Nur laterale Saftdrüsen vorhanden, die medianen fehlen.

6. Die lateralen Drüsen als ein Wulst, welcher die Basis eines jeden kurzen Filamentes vollständig umgibt.[1])

Hesperideae (Hesperis Tourn., *Cheiranthus* R. Br., *Matthiola* R. Br.)

7. Die lateralen Drüsen in der Form eines Wulstes, welcher vorn offen, hinter dem kurzen Staubfaden am stärksten und hier ausgesattelt oder zerklüftet ist.

Nasturtieae (Nasturtium R. Br. [exkl. *Roripa* u. *Armoracia*], *Conringia* Heister).

B. **Siliculosae.**

Frucht ein aufspringendes Schötchen *(silicula)* oder ein nucamentum.

I. Saftdrüsen beiderlei Art (laterale und mediane) vorhanden.

8. Ein vollständiger drüsiger Ring um die Basis aller Staubgefäße herum ausgebildet.[2])

Isatideae (Isatis L., *Bunias* R. Br., *Myagrum* L., *Ochthodium* DC.).

9. Saftdrüsen gesondert, nicht zusammenhängend, die lateralen paarig (je eine an jeder Seite des kurzen Filamentes), die medianen einfach (je eine zwischen den beiden Staubfäden des oberen Paares).

Lepidieae (Lepidium L., *Cardaria* Desv., *Coronopus* Gaertn.).

II. Nur laterale Saftdrüsen entwickelt, die medianen fehlend.

10. Laterale Drüsen wulstförmig, innen schmal offen, außen dick, mit seitlichen verdickten Fortsätzen.

Capselleae (Capsella Medik., *Thlaspi* L., *Carpoceras* Boiss.).

11. Laterale Saftdrüsen wulstförmig, innen breit offen, außen tief ausgesattelt, fast zweilappig, mit sehr kurzen seitlichen Fortsätzen.

Camelineae (*Camelina* Cr., *Neslea* Desv.).

12. Laterale Saftdrüse als ein solider Ringwulst, an der Außenseite zweilappig.

Lunarieae (Lunaria L.)

---

[1]) Ferner S. 156: „Nur die lateralen (unteren) Saftdrüsen vorhanden und zwar in der Form eines Wulstes, welcher an der Innenseite mit einer schmalen Lücke durchbrochen, an der Außenseite solid oder auch schmal durchbrochen ist".

[2]) Ferner S. 159: „Der laterale Drüsenwall die Basis des kurzen Filamentes umgebend, überall gleich stark, solid, oder vorn und hinten mit einer schmalen Lücke unterbrochen" — „und letzteres überwiegt" (Velenovsky: 12; S. 33).

13. Laterale Drüsen vier, paarig (je eine an jeder Seite des kurzen Filamentes), gesondert, frei.

a) silicula latisepta. *Alysseae* (*Alyssum* Tourn., *Berteroa* DC., *Vesicaria* Tourn., *Cochlearia* Tourn., *Draba* Dill., *Schievereckia* Andrz., *Kernera* Medik., *Petrocallis* DC., *Erophila* DC.)

14. *β*) silicula angustisepta. *Iberideae* (*Iberis* Dill., *Teesdalia* R. Br., *Aethionema* R. Br., *Hutchinsia* R. Br., *Jonopsidium* Rchb., *Eunomia* DC.).

Im Text Seite 176 führt Bayer noch eine Gruppe auf, die in seiner „Übersicht der Verwandtschaftsgruppen“ fehlt und nach ihm die meisten Beziehungen zu den Alysseen und Iberideen besitzt.

15. *Euclidieae:* „Nur die lateralen Saftdrüsen entwickelt, paarig, je eine an jeder Seite des kurzen Filamentes u. s. w.“ — (*Euclidium* R. Br., *Anastatica* L.).

Auch in allen übrigen Punkten hält sich Bayer an sein Vorbild. Der auf Linné zurückgreifenden Einteilung der Gesamtfamilie in nur zwei Abteilungen der *Siliquosae* und *Siliculosae* durch Einreihung der *Brassiceae* unter die *Siliquosae* und Aufteilung der Nucamentaceen-Gattungen unter die *Siliculosae* ist durch Velenovsky bereits sehr vorgearbeitet, wie man aus dem letzteren Autor betreffenden Kapitel leicht ersehen kann. Bayers System unterscheidet sich daher nicht wesentlich von dem Velenovskys.

Velenovskys Ableitung der oberen Drüsen aus den angeschwollenen Enden der seitlichen Ausläufer der lateralen Drüsen erwähnt Bayer hingegen nur ganz nebenbei, nicht als allgemeines Prinzip, sondern nur, um gewisse Verschiedenheiten in der Ausbildung der medianen Drüsen bei den *Arabideae* unter einen Hut zu bringen: „Als Übergangsstufe hält man (sic!) die Drüsen von *Arabis hirsuta* Sc., wo die medianen Honigdrüsen in der Form stark angeschwollener Enden der Seitenwälle vorkommen. Schon bei derselben Art kommt es öfters vor, daß diese beiden angeschwollenen Enden in der Mediane näher zusammenstoßen, daß sie endlich miteinander zusammenfließen und so den früher angeführten einfachen Querwall ausbilden“ (1; S. 142). Daß Bayer den später zu besprechenden Widerspruch gefühlt haben sollte, der zwischen der Ableitung der oberen Drüsen aus den unteren und der Ableitung der übrigen Drüsentypen aus dem Velenovskyschen ersten Typus besteht, ist wohl kaum anzunehmen.

Nicht unerwähnt darf bleiben, weil es für unsere späteren Überlegungen von einiger Bedeutung ist, was Bayer über *Biscutella* sagt (1; S. 126): „*Biscutella* weist in einigen der untersuchten Arten einen so variablen Saftdrüsencharakter auf, daß sie unmöglich zu irgend einer der aufgestellten Gruppen gestellt werden kann. Es ist demnach nötig, möglichst alle Arten dieser Gattung zu untersuchen und dann erst auf die Verwandtschaft zu schließen. Deshalb wurde diese Gattung aus unserem System ausgelassen.“ Ich vermisse aber in der Arbeit Bayers, die doch Velenovskys Tafelwerk als Grundlage benutzt (vgl. 1; S. 128), außer *Biscutella* auch noch *Malcolmia, Chorispora, Aubrietia* und *Peltaria,* die von

Velenovsky ebenso wie *Biscutella* genau und eingehend beschrieben worden sind. Von diesen Gattungen hat nach Velenovsky *Malcolmia* in den beiden untersuchten Arten ebenfalls so verschiedene Drüsencharakter, daß eine Gattungscharakteristik nicht gegeben wird (vgl. S. 357). — Andererseits hat Bayer einige von Velenovsky nicht untersuchte Gattungen geprüft und eingereiht (*Anastatica, Calepina, Cakile, Erucaria, Euclidium, Hutchinsia, Jonopsidium, Kernera, Petrocallis, Syrenia*).

Was die morphologische Natur der Drüsen anbelangt, schließt sich Bayer ganz der Ansicht Velenovskys an, daß sie nichts anderes als Torusemergenzen oder „Blütenbodeneffigurationen" seien (1; S. 128).

In Bezug auf den systematischen Wert der Nektarien schließt er sich ebenfalls ganz an Velenovsky an. Doch findet sich bei ihm eine schärfere Präzisierung dafür, welches Drüsenmerkmal als besonders wertvoll für die Cruciferensystematik gehalten wird: „Es ist klar, daß, wenn man die Saftdrüsen als Haupteinteilungsprinzip der verwandtschaftlichen Gruppen überhaupt anwenden will, in erster Reihe nur ihre diagrammatische Stellung, ihre Disposition und ihr Verhältnis zu den Blütenteilen, bezw. ihre Zahl und Anordnung in der Blüte in Betracht gezogen werden kann. Die eigentliche Gestalt und die speziellen Formen haben nur sehr untergeordnete Bedeutung. Mit anderen Worten: wir wollen als erstes Einteilungsprinzip die allgemeine räumliche Disposition und das Verhältnis der einzelnen Blütenglieder zueinander wählen, dessen Ausdruck der Grundriß der Honigdrüsen ist[1]) (1; S. 133).

5. **Kritisches**
zu Velenovsky und Bayer.

Da dieser Punkt für unsere weitere Argumentation von Wichtigkeit ist, muß darauf etwas genauer eingegangen werden. Während Villani und die älteren Autoren die Individualität der einzelnen Drüsenhöcker mehr hervortreten lassen, und die die einzelnen Drüsenhöcker verbindenden Drüsenstreifen als etwas mehr nebensächliches, sekundäres behandeln, neigen Velenovsky und mit ihm Bayer zur Betonung der drüsigen Verbindungen, welche die getrennten Drüsen zu komplizierteren Gebilden vereinigen. Villani und die älteren Autoren beachten besonders die Kulminationspunkte von Drüsenringen oder -Streifen und zählen dieselben, Velenovsky und Bayer sind eben diese Ringe und Streifen, kurz der Grundriß, das Drüsendiagramm die Hauptsache. Aus der Gegenüberstellung einiger Zitate in dem Velenovskyschen Cruciferensystem (vgl. S. 356 ff.) ist dies ohne weiteres leicht zu ersehen: Velenovsky ist es denn auch, der das selbständige, nur aus Drüsen, Androeceum und Gynoeceumkreisen bestehende Drüsendiagramme (vgl. Fig. 28, 29) in die Literatur einführt.

---

[1]) Sperrung von Bayer.

Diese Vorliebe für den komplizierten, aber rein flächenhaften Drüsengrundriß und die Vernachlässigung der körperlichen Reliefs geht aber bis zur Voreingenommenheit, wenn Velenovsky die unteren Drüsen von *Malcolmia africana* (Fig. 11) wie folgt beschreibt (12; S. 5): „Sie sind vorne sehr breit (ergänze: offen), rückwärts schmäler offen, von der Gestalt dreiseitiger Pyramiden.“ Von vornherein ist diese Beschreibung überhaupt unverständlich, denn wie können zwei dreiseitige Pyramiden vorne breit, hinten schmal offen sein! Auch die Betrachtung der zugehörigen Abbildung (Fig. 11) würde uns das Verständnis dieser Beschreibung nicht erschließen, denn hier finden wir nur zwei dreiseitige Pyramiden, die einander hinter dem kurzen Staubfaden etwas genähert sind. Um was es sich handelt, erkennen wir erst, wenn wir bemerken, daß Velenovsky der Deskription der lateralen Drüsen überhaupt (wenigstens bei den *Siliquosae* aber auch vielen anderen Cruciferen) den das kurze Staubgefäß umgebenden Drüsenring zugrunde legt, wie er bei *Sysimbrium* vorkommt. Die zwei getrennten pyramidalen Drüsenhöcker links und rechts von jedem kurzen Filament von *Malcolmia africana* sind ihm also ein vorne breit offener, hinten schmal offener Drüsenring. Damit wird aber offenbar in die Deskription bereits eine Idee hineingetragen, die im Objekte selbst nicht enthalten ist. Nach Velenovsky ist nämlich für jede seiner systematischen Gruppen der *Siliquosae*, *Siliculosae* und *Brassiceae* ein bestimmter Typus charakteristisch, für die *Siliquosae* der Sisymbriumtypus und seine Variationen (vgl. S. 356 ff.), daher wird der Deskription sämtlicher *Siliquosae* der Sisymbriumtypus untergelegt, die Beschreibung, die doch so objektiv wie möglich sein soll, ist bereits durch das Endresultat subjektiv beeinflußt. Dieser Einfluß der subjektiven Ansicht auf die Beschreibung der Drüsen ist solange unmerklich oder nur wenig auffällig, als die lateralen Drüsen wirklich etwas ringförmig umfassendes an sich haben, wie z. B. bei *Cheiranthus* und *Matthiola* (vgl. Fig. 10), bei *Malcolmia africana* hingegen ist er umsomehr auffällig, als diese Pflanze nach *Cheiranthus* und *Matthiola* bereits an dritter Stelle beschrieben wird, ohne daß vorher ein vollständig geschlossener lateraler Drüsenring überhaupt beschrieben worden wäre, denn bei *Matthiola* und *Cheiranthus* ist die laterale Drüse nach Velenovsky vorn und hinten sehr schmal offen (vgl. S. 356).

Es wäre nun allerdings, abgesehen von der wissenschaftlichen Forderung, daß jede Deskription möglichst objektiv sein soll, gegen die Betonung des lateralen Ringwulstes auch dort, wo er nicht zu sehen ist, an und für sich wenig einzuwenden, wenn die übrigen Drüsenformen tatsächlich und mit Recht auf ihn zurückzuführen wären. Velenovsky ist auch tatsächlich dieser Meinung, es ist ihm jedoch entgangen, daß er mit dieser Ansicht mit zweien seiner eigenen Grundsätze in Widerspruch gerät: 1) mit dem Satze, daß die Cruciferen-Nektarien Torusemergenzen seien und 2) mit seiner Theorie, die oberen oder medianen Drüsen seien die angeschwollenen und mehr oder weniger selbständig gewordenen seitlichen Ausläufer der lateralen Drüsen.

1) Sind die Drüsen wirklich Torusemergenzen — und mit Eichlers grundlegenden Untersuchungen über das Diagramm der Cruciferenblüten (4) gelten sie mit wenigen Ausnahmen (z. B. Villani; s. O.) allgemein als solche — dann stammen entschieden die Drüsen mit größerer relativer Flächenbedeckung von Drüsen mit kleinerer Flächenausdehnung ab, da es sich doch wohl nur um ein allmähliches Emporheben des Torus und ein allmähliches Größerwerden und Sichausdehnen der ersten Anlagen handeln kann. Dann stellen aber die Drüsen mit größerer Flächenbedeckung das jüngere, die mit kleinerer das ältere Entwicklungsstadium dar. Im speziellen Fall sind also die ringförmig das kurze Staubgefäß umfassenden Drüsen, weil einen größeren relativen Flächenraum bedeckend, die entwicklungsgeschichtlich jüngeren, also von irgendwelchen kleinen, einfachen Drüsen abzuleiten und nicht umgekehrt, wie dies Velenovsky und Bayer tun.

Es nennt ja Bayer selbst den Velenovskyschen Sisymbriumtypus „den vollständigsten", von welchem sich alle übrigen leicht ableiten lassen (vgl. S. 364). Hier wird also das eingestandenermaßen Komplizierte zum Ausgangspunkt einer Entwicklungsreihe gemacht, an deren Enden demnach das Einfache zu stehen kommt. Man beachte aber, daß eine Ableitung des Unvollständigen aus dem Vollständigen, also des Einfachen aus dem Komplizierten einer phylogenetisch-systematischen Ableitung, wenn sie nicht eine regressive Entwickelung betrifft, grundsätzlich widerspricht. Und eine andere als eine systematische Ableitung haben Velenovsky und Bayer doch wohl nicht beabsichtigt. Und wenn doch, dann ist sie nur ein Gedankending ohne systematischen Wert. Sie ist eben analytisch, während eine systematisch-phylogenetische Ableitung synthetisch sein muß. Die erstere wäre in unserem Falle eventuell berechtigt, wenn eine regressive Entwicklung der Drüsen vorläge, wir haben aber keinen Grund, bei den Honigdrüsen der Cruciferen eine solche anzunehmen, wenigstens nicht im allgemeinen, wenngleich sie im einzelnen wohl vorkommen dürfte.

So sehen wir also, daß die versuchte Zurückführung der verschiedenen Drüsenformen auf einen einheitlichen Grundtypus durch Velenovsky und Bayer mit den Prinzipien einer natürlichen Systematik unvereinbar ist; ihr Grundtypus ist kein Ausgangstypus sondern ein Endtypus.

2) Velenovsky läßt, wie bereits ausgeführt wurde, die oberen Drüsen aus den seitlichen Ausläufern der unteren hervorgehen. Der drüsige Querwall unter den längeren Staubgefäßen, wie er für die oberen Drüsen des vollständigen Sisymbriumtypus charakterisiert ist, entsteht nach ihm durch Verschmelzung zweier einander entgegenwachsender seitlicher Ausläufer der lateralen Drüsen. Der „vollständigste Typus" ist also, wenigstens was die medianen Drüsen betrifft, auf synthetischem Wege entstanden, also kein ursprünglicher, sondern selbst ein abgeleiteter Typus — wenigstens in Bezug auf die medianen Drüsen. Nimmt man also den Sisymbriumtypus als Grundtypus an, dann muß man die Annahme einer Entstehung der oberen Drüsen aus den sich vereinigenden

Ausläufern der unteren fallen lassen, da sie mit dem Charakter eines „Grundtypus" unvereinbar ist. Tut man dies aber — und zwar mit Recht — nicht, dann ist der Sisymbriumtypus eben kein Grundtypus mehr.

In der Tat versucht es Velenovsky auch gar nicht, bei der Aufstellung seiner drei resp. zwei Grundtypen die übrigen medianen Drüsenformen von dem Sisymbrium-Querwall abzuleiten. Seine Ableitung bezieht sich immer nur auf die lateralen Drüsen (vgl. die Zitate auf S. 353), die medianen bleiben davon unberührt. Velenovsky scheint demnach vielleicht selbst schon den Widerspruch zwischen dem Sisymbriumtypus als Grundtypus und der Ableitung der oberen Drüsen aus den unteren, wenn auch unklar, gefühlt zu haben.

Ebenso vielleicht Bayer. Denn er erwähnt diese letztere Theorie gar nicht als generelles Prinzip, als welches Velenovsky es tatsächlich aufgestellt hat. Es ist aber selbstverständlich ebenso unzulässig, auch nur bei der einen Gattung *Arabis* den medianen Querwall aus den sich vereinigenden Enden der lateralen Ausläufer abzuleiten, wenn dieser Querwall zum Grundtypus selbst gehört, welcher Ausgangspunkt der Ableitung ist.

Anders stünde es, wenn Velenovsky den das kurze Staubgefäß umgebenden Drüsenring allein als Grundtypus angenommen hätte. Dann hätte er die übrigen lateralen Drüsen aus diesem Grundtypus durch Spaltung des Ringes, die medianen durch seitliche Ausläuferbildung ableiten können. Der oben kritisierte Widerspruch wäre dadurch vermieden worden. Die gegen Punkt 1 erwähnten Bedenken blieben aber auch gegen diesen Modus in Kraft. Außerdem aber wäre zu bedenken, daß es doch immerhin mißlich wäre, für so einfache Gebilde zwei verschiedene Entstehungsweisen anzunehmen, für die verschiedenen medianen Drüsen eine synthetische, für die lateralen eine analytische durch Spaltung des Drüsenringes, wo man doch, wie ich zu zeigen hoffe, mit einem einzigen Modus recht wohl auskommen kann.

II. Abschnitt.

Der Grundtypus der Cruciferen-Nektarien.

Gegen die im vorhergehenden Kapitel besprochenen Versuche, die Nektarien der Cruciferen auf einen einheitlichen Grundtypus zurückzuführen, ließen sich, wie wir gesehen haben, mannigfache Einwände erheben, welche zeigten, daß diese Versuche einer genaueren Kritik nicht standzuhalten vermögen. Hildebrands Entwickelungsreihen kommen in ihrer auffallenden Künstlichkeit überhaupt nicht in Betracht. Villanis Bemühung mußte an der Unvereinbarkeit der von ihm angenommenen Entwickelung der lateralen Drüsen der *Brassiceae* mit seiner Grundannahme von der staminalen Natur der Drüsen scheitern — abgesehen davon, daß

diese letztere Annahme gegenwärtig kaum mehr ernstlich in Frage kommt. Velenovsky und Bayer verwenden bei der Zurückführung der übrigen Drüsentypen auf ihren Grundtypus miteinander unvereinbare Prinzipien und ihre Ableitung leidet außerdem an dem grundsätzlichen Fehler, daß sie mit den Prinzipien der phylogenetischen Systematik unvereinbar ist, indem sie den vollständigsten Typus zum Ausgangspunkt und Grundtypus machen, was entwickelungsgeschichtlich ein nonsens ist.

Nachdem so durch die Kritik der historischen Zurückführungsversuche einige Möglichkeiten ausgeschlossen erscheinen, müssen wir uns nun die Frage vorlegen, welche Möglichkeiten denn überhaupt noch nach Ausschaltung der von anderen Autoren bereits herangezogenen Ableitungsmöglichkeiten übrig bleiben. Hierbei tun wir offenbar am besten, die lateralen und die medianen Drüsen getrennt zu behandeln:

I. Bezüglich der medianen Drüsen existieren folgende Möglichkeiten: a) Der Grundtypus der medianen Drüsen ist die einfache, unter dem längeren Staubgefäßpaare gelegene Drüse, wie sie etwa bei *Barbarea* (Fig. 15, 16, 17) vorkommt. Durch ihre Spaltung geht die paarige oder dreiteilige mediane Drüse, durch ihre seitliche Ausbreitung der mediane Querwall (*Sisymbrium*, Fig. 27) und die seitlichen Verbindungen mit den lateralen hervor. Auf diesen Entstehungsmodus hinausgehende Anschauungen huldigen Hildebrand (z. T.) und Villani, letzterer im Zusammenhang mit der Staminaltheorie der Nektarien.

b) Die medianen Drüsen sind aus den seitlichen Ausläufern der lateralen Nektarien hervorgegangen. Paarige mediane Drüsen sind die angeschwollenen Enden der Seitenwälle, einfache mediane Drüsen sind die verschmolzenen Enden der Seitenwälle, der mediane Querwall ebenfalls. Dreiteilige mediane Drüsen bestehen aus den beiden angeschwollenen Enden der Seitenwälle und einem sekundären Keil zwischen ihnen. Theorie von Velenovsky (eine unklare Andeutung auch bei Hildebrand z. T.).

Wer das Tatsachenmaterial aufmerksam studiert, kann gar nicht im Zweifel sein, welcher von diesen beiden Ansichten der Vorzug gebührt. Folgende Tatsachen sprechen eine sehr beredte Sprache zu Gunsten der Velenovskyschen Theorie:

1. Von den durch die einzelnen Autoren angegebenen Gattungen besitzen nach Velenovsky 46%, nach Villani 50% und nach Bayer 56% keine medianen Drüsen, während laterale nirgends fehlen.

2. Die medianen Drüsen fehlen bei manchen Arten, bei deren nächsten Verwandten sie wohl entwickelt sind (z. B. *Cardamine digitata*, *Erysimum Kunzeanum* und *Brassica balearica* nach Velenovsky).

3. Von den lateralen Drüsen gehen oft seitliche Verlängerungen aus, die verschiedene Länge besitzen können und am Ende sehr häufig etwas angeschwollen sind. Solange diese Ausläufer nur kurz sind, kann kein Zweifel sein, daß sie den unteren Drüsen angehören (Fig. 23, 24). Von diesen Ausläufern lassen sich nicht

nur bei verschiedenen verwandten Arten, sondern manchmal auch in den Blüten derselben Art alle nur denkbaren Übergänge bis zu unzweifelhaften oberen Drüsen konstatieren (vgl. S. 351 und S. 352).

4. Solange die Endanschwellung solcher seitlicher Wälle gering ist, kann man nur schwer von besonderen medianen Drüsen sprechen (Taf. XIII, Fig. 15); es bedarf aber nur einer geringen Volumsvermehrung dieser Endanschwellung und die medianen Drüsenhöcker sind fertig (Taf. XIII, Fig. 15). Die Pflanze besitzt in einem solchen Falle 4 mediane Drüsen, welche mit den lateralen Drüsen durch seitliche Wälle von verschiedener Stärke verbunden sind.

5. Die bedeutsamste Tatsache, die auch Velenovsky in ihrer vollen Tragweite erkannt hat, ist die, „daß wenn die oberen Drüsen in Zweizahl und voneinander getrennt stehend vorhanden sind, sie durch keinen noch so kleinen Wall miteinander verbunden sind“[1]) (12; S. 43), wohl aber (Fig. 15) sehr oft mit den lateralen. Es ist dies eine Tatsache, die nur durch die obige Annahme erklärbar ist, durch diese aber sehr leicht verständlich ist und direkt gegen die unter a) erwähnte eventuelle Möglichkeit spricht.

6. Bei *Arabis sagittata* finden sich nach Velenovsky bald 4 obere Drüsen, die als die angeschwollenen Enden der Seitenwälle erscheinen, bald nur zwei, indem je zwei sich berührende mediane Drüsen zu einem einzigen Höcker verschmelzen. Derselbe Vorgang findet sich auch typisch bei *Roripa* u. a. (Fig. 12, 13 und 14 in der angegebenen Reihenfolge).

Wir nehmen also die These Velenovsks als allgemeingiltigen Grundsatz an: Die medianen Drüsen sind aus den seitlichen Ausläufern der lateralen hervorgegangen, also sekundäre Gebilde.

Rufen wir uns die auf S. 348 gegebene Übersicht über die Hauptformen der lateralen Drüsen ins Gedächtnis zurück, so erscheint das soeben Gesagte als eine nachträgliche Rechtfertigung der dort gegebenen, die medianen Drüsen vollständig außerachtlassenden Charakteristik der wichtigsten Drüsentypen. Die besonderen Formen der lateralen Drüsen sind es, die für die betreffenden Pflanzen und Pflanzengruppen charakteristisch sind, was ja auch Velenovsky zugibt (vgl. S. 353).

II. Damit ist das Problem des Grundtypus der Cruciferen-Nektarien auf die lateralen Drüsen eingeengt, und wir haben nur mehr zu fragen: welche lateralen Drüsentypen kommen nach dem Ergebnis der historischen Kritik überhaupt noch als Ausgangspunkt der Drüsenentwickelung in Betracht, welche sind sozusagen noch „frei“?

Durch die früheren Ausführungen erscheinen von den auf S. 348 angeführten Drüsentypen bereits ausgeschaltet: der Sisymbrium-, der Heliophila- und mit diesem zugleich der Sinapistypus. Ohne weiteres ist ferner klar, daß auch der Erysimum- und der

[1]) Sperrung von Velenovsky.

Arabistypus als Ausgangspunkte der Entwickelung nicht in Frage kommen können, da sie eklatante Übergangsformen sind, die sich vom Sisymbriumtypus einerseits, vom Sinapis- resp. Heliophilatypus andererseits nur durch ein relatives Plus oder Minus an Umfassung des kurzen Filamentes unterscheiden und in anderer Hinsicht je nach der Auffassung auch leicht in den Alyssumtypus übergeführt resp. aus ihm abgeleitet werden können. Sie sind auf keinen Fall End- oder Anfangstypen, sondern Übergangsformen. Es bleibt also nur mehr der Alyssumtypus übrig.

Nach dieser Überlegung stellt sich also der Alyssumtypus als der Grundtypus der Cruciferen-Nektarien dar, von welchem alle übrigen Drüsenformen abzuleiten sind.

Zu demselben Punkt führt uns aber auch eine andere Überlegung. Velenovsky und Bayer haben den „vollständigsten" Drüsentypus als Grundtypus und Ausgangspunkt ihres Ableitungsversuches aufgestellt. Im Obigen wurde das Verfehlte einer solchen Ableitung dargetan und hervorgehoben, daß eine entwickelungsgeschichtliche Ableitung der Drüsen den umgekehrten Weg vom Einfachen zum Zusammengesetzten einschlagen müsse. Unter diesem Gesichtspunkte gibt uns nun Bayers „Übersicht über die Verwandtschaftsverhältnisse" (vgl. S. 365) selbst unabsichtlich den richtigen Grundtypus an, indem wir nur die Frage zu stellen brauchen, welchen Typus Bayer wohl als den „unvollständigsten" ansieht. Die Tabelle Bayers weist uns unzweideutig auf den an letzter Stelle stehenden Alyssumtypus hin (s. S. 367). Würden die beiden Reihen der *Siliquosae* und *Siliculosae* bei Bayer lineare Reihen vorstellen, so brauchte man sie nur umzukehren.

Außerdem aber läßt sich noch eine Reihe von Beobachtungstatsachen anführen, welche einerseits der in Rede stehenden Ansicht unmittelbar oder mittelbar zur Stütze gereichen, während sie ihrerseits in dieser Theorie ihre ausreichende Begründung und Erklärung finden. Es ist mir hingegen aus dem in der zitierten Literatur vorliegenden Beobachtungsmaterial keine einzige Tatsache bekannt, welche mit meiner Ansicht über den Grundtypus der Cruciferen-Nektarien in Widerspruch stünde. Im Folgenden sind die Tatsachen und Beobachtungen, welche die Theorie fester begründen sollen, der Reihe nach besprochen.

1. Der Alyssumtypus wird von den Autoren bei einem großen Prozentsatz der untersuchten Pflanzen angegeben. Sieht man von der besonderen Gestaltung der Drüsen vollständig ab und rechnet alle Pflanzen zum Alyssumtypus, deren lateraler Drüsenring nach der Terminologie von Velenovsky vorn und hinten offen erscheint, ohne Rücksicht darauf, ob die rechts und links vom kurzen Filament gelegenen Drüsen mehr oder weniger umfassend (halbkreisförmig), mehr oder weniger breit, hoch oder niedrig sind, so ergeben sich bei den vier in Betracht kommenden Arbeiten von Velenovsky, Villani, Bayer und Hildebrand rund 30%; bald etwas mehr, bald weniger, das hängt von der systematischen Stellung der untersuchten Pflanzen und von der subjektiven Auffassung des Autors ab, was später noch einmal zur

Sprache kommt. Jedenfalls ist festzuhalten, daß rund ein Drittel der untersuchten Pflanzen an und für sich schon den reinen Alyssumtypus zeigt.

2. Die Drüse des Arabistypus ist außen meist mehr oder weniger tief gespalten oder eingesattelt und zugleich mehr oder weniger im Grundriß verschmälert.[1]) Die diesbezüglichen Angaben bei Velenovsky und Bayer sind zahlreich. In einer dem Sachverhalt vielleicht besser angepaßten Ausdrucksweise als der obigen, die sich an den Sprachgebrauch von Bayer und Velenovsky anlehnt, lautet diese Beobachtungstatsache: der drüsige Halbring des Arabistypus kulminiert meist links und rechts vom kurzen Filament, an denselben Stellen, wo die freien Drüsen des Alyssumtypus lokalisiert sind.

Typisches Beispiel: *Arabis arenosa* (Fig. 15) und *Aubrietia* (Fig. 1—3).

3. Der drüsige Halbring des Erysimumtypus ist hinter dem kurzen Filament meist mehr oder weniger tief gespalten oder mindestens eingekerbt und zugleich verschmälert; er besitzt also ebenfalls zwei Kulminationspunkte rechts und links vom kurzen Filament, denn hier ist die Drüse am mächtigsten und höchsten.

Typisches Beispiel: *Chorispora iberica* (Fig. 20).

4. Der Drüsenring des Sisymbriumtypus ist meist hinten und vorn oder mindestens an einem dieser beiden Punkte mehr oder weniger stark vertieft und verschmälert, er kulminiert ebenfalls rechts und links vom kurzen Staubgefäß und hat hier in der Regel seinen breitesten Grundriß. Hierher *Arabis colorata* (Fig. 8) und *Sisymbrium erysimoides* (Fig. 26).

5. In den besonderen Formen des lateralen Drüsenwulstes lassen sich besondere Formen des Alyssumtypus direkt wiedererkennen. Der lateral-vierdrüsige oder Alyssumtypus besteht in den meisten Fällen aus vier Drüsen von dreiseitiger, schief-pyramidaler Gestalt. Betrachten wir sie etwas genauer (Fig. 11, 18). Sie stehen rechts und links von jedem kurzen Filament auf der nach vorn zu geneigten schiefen Ebene des Torus und zwar so, daß ihre längste Seitenkante fast genau von oben hinten nach vorn unten verläuft, während die beiden kürzeren, annähernd gleichlangen Seitenkanten von der Spitze der Pyramide nach rechts und links abfallen. Da nun die Spitze der Pyramide mehr oder weniger weit nach rückwärts gerückt erscheint, so fällt die hintere Seitenfläche der Pyramide nahezu vertikal ab und läuft dem Frucktknoten annähernd parallel. Die einander gegenüberliegenden Basisecken der beiden Pyramiden nähern sich hinter dem kurzen Filament oft fast bis zur Berührung (Taf. XIII, Fig. 11, 18).

[1]) Zu diesem Punkte und zu den folgenden Punkten 3, 4 und 6 vergleiche man die im Vorhergehenden und insbesondere in den systematischen Übersichten von Velenovsky und Bayer von mir durch Sperrung und Ausrufungszeichen (!) hervorgehobenen Stellen. Sie haben den Zweck, das in den eben genannten Punkten Vorgebrachte zu belegen.

Und nun betrachte man im Gegensatz zu den so charakterisierten freien Drüsen von *Alyssum incanum* den drüsigen Ring oder Halbring von *Sisymbrium Sophia* in Figur 19. Sind nicht rechts und links vom Staubgefäß, durch die vordere und hintere Einkerbung voneinander getrennt, ganz dieselben zwei schiefen dreiseitigen Pyramiden zu sehen? — Oder man betrachte die Gegenüberstellung der beiden Figuren 5 und 6. Sind die freien Drüsen von Figur 5 *(Draba verna)* in der Figur 6 *(Chamaeplium)* nicht wiederzuerkennen? Solche Gegenüberstellungen ließen sich noch in größerer Zahl machen. Man decke ferner in Figur 15 *(Arabis arenosa)* den unteren Teil der lateralen Drüsen ab, der offenbar sehr flach ist, und es bleiben zwei abgerundet dreiseitige Pyramiden übrig, wie in Figur 11 oder 18.

6. Die Drüsen des Sinapistypus sind nicht selten zweihöckerig bis zweilappig und zeigen darin Spuren ihrer Herkunft aus den freien Drüsen des Sisymbriumtypus. Schon in einigen Diagrammen Velenovskys (Fig. 28, 29) und Bayers (1; Taf. 5, Fig. 5 f.) ist diese Paarigkeit der Drüsen des Sinapistypus deutlich zu erkennen. Man findet aber bei allen genannten Autoren dahinzielende Bemerkungen, von welchen einige in Velenovskys systematischer Übersicht zitiert sind (vgl. S. 363). In Figur 21 habe ich eine Abbildung Velenovskys reproduziert, welche eine zweilappige, also an zwei Stellen kulminierende laterale Drüsen des Sinapistypus in Seitenansicht zeigt. Figur 21 und 22 bieten eine ähnliche Gegenüberstellung wie die im vorhergehenden Punkte herangezogenen. In Figur 21 sind, entsprechend vergrößert und verschmolzen, die freien Drüsen der Figur 22 wiederzuerkennen. Daß mit diesen Hinweisen auf die Ähnlichkeit der Drüsen hier und oben keine nähere systematische Verwandtschaft der betreffenden Pflanzenpaare gemeint ist, glaube ich nicht eigens hervorheben zu müssen.

7. Die Richtung der Variabilität der lateralen Drüsen bei derselben Pflanze. Daß die lateralen Pflanzen stark variieren können, hat Velenovsky besonders betont. In dem Zitat auf Seite 355 ist darüber einiges zu lesen. Hier interessiert uns insbesondere der Passus, daß die lateralen Drüsen an ganz unbestimmten Stellen eingeschnitten oder eingeschnürt sein können, daß sie an diesen Stellen manchmal offen, manchmal ganz (geschlossen) sein können. Sehen wir im deskriptiven Teile seiner Arbeit nach, welche Stellen der lateralen Drüsen in der gesamten Art variieren können, so finden wir aber fast ausschließlich die Stellen vor und hinter dem kurzen Filament in der (transveralen) Symmetrieebene der Blüte in dieser Weise variabel. Nach unserer Anschauung sind dies die Verwachsungsstellen zwischen den ursprünglich freien Höckern des Grundtypus, der in diesen Variationen immer wieder zutage tritt. Es ist also aus den Arbeiten Velenovskys und Bayers selbst zu ersehen, daß die größte Variabilität der lateralen Drüsen nicht an unbestimmten, sondern im Gegenteil an genau bestimmten Stellen stattfindet: vor und hinter dem kurzen Staubgefäß. Schon

eine Prüfung der systematischen Übersichten Velenovskys (S. 356) und Bayers (S. 365) zeigt dies zur Genüge.

8 Die Widersprüche zwischen den Autoren. Dieses Moment war es, das mich zu genauerem Studium der Cruciferen-Nektarien veranlaßte und dem diese Arbeit ihre Entstehung verdankt.

Die erste Abhandlung, die ich las, war die Bayers (1). Dieser erwähnt zahlreiche Widersprüche zwischen seinen (zugleich Velenovskys) Beobachtungen und denjenigen älterer Forscher bezüglich der feineren Gestaltung der Honigdrüsen, insbesondere aber der lateralen.

Die Erklärung, durch „nicht genügend gründliche Beobachtung“ (1; S. 157), die Bayer einer Angabe Boissiers gegenüber sich zurechtlegte, konnte mich schon deshalb nicht befriedigen, da die Zahl der einander widersprechenden Angaben denn doch zu groß ist, als daß dieses Auskunftsmittel allgemein zutreffen könnte, wobei noch hinzukommt, daß Bayer nicht nur von den älteren Autoren (auch von Velenovsky), sondern sogar von der gleichzeitigen Arbeit Villanis in seinen Angaben abweicht.

Ich stellte mir vielmehr die Frage, ob sich nicht aus einer Zusammen- und Gegenüberstellung der einander widersprechenden Literaturangaben eine Orientierung der Widersprüche nach gewissen Richtungen herauslesen ließe, welche Licht auf das Problem werfen könnte. Diese Methode hat sich tatsächlich erfolgreich erwiesen, diese Zusammenstellung war es, die in mir zuerst den Gedanken weckte, der Alyssumtypus müsse der Grundtypus der Cruciferen-Nektarien sein.

Es würde den Umfang dieser Arbeit allzusehr vermehren, wollte ich eine vollständige Zusammenstellung der widersprechenden Angaben geben. Ich habe es vorgezogen, eine Auswahl aus den Angaben der übrigen Autoren zu den in der systematischen Übersicht Velenovskys niedergelegten Angaben (S. 356 ff.) in Gegensatz zu stellen.

Daß sich in diesen einander widersprechenden Angaben eine ganz bestimmte allgemeine Tendenz ausspricht, ist ohne weiteres klar und läßt sich kurz folgendermaßen formulieren:

a) Wo der eine Beobachter einen einfachen, außerhalb oder innerhalb des kurzen Staubgefäßes gelegenen Drüsenhöcker beschreibt, findet der andere eine zweilappige Drüse oder zwei sich berührende Drüsen oder gar zwei getrennte, rechts und links vom kurzen Filament liegende Drüsenhöcker.

b) Wo der eine Beobachter einen mehr oder weniger geschlossenen oder nur auf einer Seite (außen oder innen) offenen, also mehr oder weniger halbkreisförmigen Drüsenwulst rings um den kurzen Staubfaden herum antrifft, beobachtet der andere einen außen und innen offenen Wulst oder zwei seitliche Höcker, die nur durch einen (oder zwei) niedrigen und schmalen drüsigen Streifen miteinander in Verbindung stehen, oder er leugnet gar jeden Zusammenhang und spricht von zwei vollständig getrennten, selbstständigen Höckern zu beiden Seiten des kurzen Staubfadens.

Sind so die Widersprüche auf eine einfache allgemeine Formel gebracht, so sieht man ganz deutlich, daß sie alle auf denselben Punkt hinzielen: nach den gesonderten lateralen Drüsen des Alyssumtypus. Die Lösung der zahlreichen Widersprüche ist demnach in folgenden Momenten zu suchen, wenn wir von ungenauen Beobachtungen, die in vereinzelten Fällen vielleicht nicht ausgeschlossen sind, absehen:

a) In der individuellen Variabilität der Drüsen in den oben angegebenen Richtungen. Sie wurde übrigens schon von H. Müller nachgewiesen (6; S. 164 ff.). Villani (13; S. 429) leugnet zwar den Einfluß von Standorts- und Ernährungsverhältnissen auf die Form der Drüsen, aber angesichts der erdrückenden Anzahl der gegenteiligen Angaben von H. Müller (a. a. O.) und Velenovsky (s. S. 365 ff.) ist daran nicht mehr zu zweifeln.

b) In der subjektiven Auffassung der verschiedenen Forscher. In diesem Punkte liegt meiner Ansicht nach die Wurzel für die Überschätzung des geschlossenen Drüsenwulstes durch Velenovsky und Bayer. Beide sehen die Drüsen flächenhaft, im Grundriß, oder interpretieren sie doch wenigstens so. Während aber Velenovsky dem Relief immerhin noch mehr Gerechtigkeit widerfahren läßt, behandelt es Bayer äußerst stiefmütterlich. Überall sucht er die einzelnen Drüsenhöcker durch drüsige Streifen in Verbindung zu setzen, die feinsten Verbindungsbrücken werden systematisch verwertet, dabei aber das Relief, die Körperlichkeit der Drüsen übersehen.

Villani hingegen, dem es nicht um den Grundriß, sondern, im Anschluß an Hildebrand, um die Zahl der Drüsen zu tun ist, zählt die Gipfelungen des Drüsenreliefs und tut dabei entschieden des guten zu viel, indem er sekundäre Gipfel mit primären auf gleiche Stufe stellend, Cruciferen mit 8 und 10 Drüsen anführt.

Der Verschiedenheit der Auffassung entspricht die Divergenz des sprachlichen Ausdruckes für denselben objektiven Befund. Ein Beispiel:

Neslia paniculata.

Velenovsky (12; S. 34): „untere Drüsen . . . . hinten stets offen, vorne ganz, aber durch einen Sattel oft tief eingeschnürt."

Villani (13; S. 403): „die zwei an den Seiten des kurzen Staubgefäßes gelegenen Drüsen fließen manchmal außerhalb dieses Staubgefäßes zusammen."

Eines der charakteristischsten Beispiele, wie von Velenovsky das Relief der lateralen Drüsen vernachlässigt wird, ist *Arabis arenosa* Scop., deren Drüsen in Figur 15 nach der Abbildung Velenovskys wiedergegeben sind. Letzterer beschreibt die laterale Drüse dieser Pflanze folgendermaßen (11; S. 13): „Die unteren sind hinten mit ganzem Durchmesser offen, vorne aber durch einen tiefen Sattel geteilt (aber doch geschlossen), so daß jede seitliche Hälfte mit einer kugeligen Anschwellung (stluštělým kulovitým tvarem) endigt." Daß diese Beschreibung der Figur

nicht entspricht, braucht nicht erst hervorgehoben zu werden. Davon, wo die lateralen Drüsen ihre höchsten Punkte haben, ist hier kein Wort gesagt. Man decke aber nur die durchaus sekundären unteren „kugeligen Anschwellungen“ ab, und man wird die abgerundet-dreiseitigen Pyramiden rechts und links vom kurzen Staubgefäß vor sich haben, wie sie im Alyssumtypus so häufig sind (vgl. Fig. 11 und 18).

Anstatt zu sagen, der Drüsenring sei vorn (oder hinten) eingesattelt u. s. w., hätte man nur sagen müssen, der Drüsenring sei an den Seiten des kurzen Filaments am mächtigsten und höchsten, so hätte der sprachliche Ausdruck zu den getrennten lateralen Drüsen des Alyssumtypus hinüberleiten müssen, insbesondere wenn man dem Sachverhalt gemäß noch hinzugefügt hätte: die Kulminationspunkte rechts und links vom kurzen Filament liegen meist etwas nach oben zu, an derselben Stelle, wo auch die getrennten Drüsen von *Alyssum* u. a. meist liegen. Vgl. die Figuren 6, 8, 11, 15, 20.

Bei der Beschreibung desselben Befundes liegt also dem sprachlichen Ausdruck des einen Forschers die Vorstellung von zwei räumlich getrennten Drüsen, dem des anderen die Vorstellung von einem Drüsenring zugrunde. Es liegt eben im Wesen der Sprache, daß sie den Objekten nicht vollständig adaequat sein kann, indem jeder sprachlichen Form vielfach bereits eine Idee zugrunde liegt, die ins Objekt etwas fremdes hineinträgt.

c) In dem verschiedenen Alter der untersuchten Blüten. Über das Alter der untersuchten Blüten finden sich bei den Autoren keine Angaben. Mit Unrecht, denn der verschiedene Alterszustand der Blüten hat sicherlich großen Einfluß auf die Form und Größe der Drüsen, und es ist gar nicht abzusehen, wieviele der einander widerstreitenden Angaben der verschiedenen Autoren auf Rechnung dieses Momentes zu setzen sind. Denn alle Organe der Blüte und der Pflanze überhaupt entwickeln sich ontogenetisch aus ihren Anlagen, so daß ihre Jugendstadien ein ganz anderes Aussehen haben können als die endgiltigen Entwickelungsstufen. Je nach der Entwickelungsstufe der der Beschreibung zugrunde gelegten Blüte muß dann selbstverständlich die Charakteristik der Drüsen verschieden ausfallen.

9. Einige Formen der lateralen Drüsen des Erysimum-, Sisymbrium- und Arabistypus scheinen unserer Theorie zu widersprechen und zwar insofern, als sie die mehrfach erwähnten Einkerbungen vor resp. hinter dem kurzen Filament nicht zeigen, vielmehr gerade in der Transversalen am stärksten sind, ihre Kulminationspunkte also nicht rechts und links vom kurzen Filament resp. von der Transversalen, sondern in dieser selbst besitzen. Hierher gehören Arten von *Sisymbrium*, *Erysimum*, *Barbarea*, die Gattung *Lunaria* und die Sektion *Euarabis* mit *A. alpina* und *albida* (Taf. XIII; Fig. 7, 9, 16, 17, 4).

Wenn wir zunächst *Euarabis* außer Betracht lassen, so läßt sich für die übrigen Fälle im allgemeinen auf die interessante Abbildung verweisen, die Velenovsky von *Vesicaria gracilis* gibt

(Fig. 25), deren paarige laterale Drüsen einander hinter dem kurzen Filament bis auf einen sehr feinen vertikalen Spalt genähert sind. Ihre Kulminationspunkte liegen also knapp rechts und links neben diesem Spalt. Bei einer Verschmelzung muß der entstehende Drüsenwulst hinter dem Staubgefäß in der Mittellinie am höchsten werden. Dies im allgemeinen.

a) Im besonderen sind aber die Drüsenwülste bei einigen Arten von *Sisymbrium, Erysimum* und *Barbarea* nicht nur oft hinter dem kurzen Filament am höchsten, sondern auch dreihöckerig bis dreilappig mit kulminierendem Mittelhöcker (Taf. XIII; Fig. 16, 17). Diese Formen aus unserer Theorie zu erklären, möchte vielleicht schwierig erscheinen, wenn nicht Velenovsky selbst uns die Lösung im vorhinein in die Hand gegeben hätte. Ich verweise auf die Drüse von *Barbarea stricta* (Fig. 16) und auf die zitierten Ausführungen Velenovskys über sekundäre Keile, die nach ihm ja auch für laterale Drüsen Geltung haben (s. S. 352). Ich halte den mittleren Höcker von *Barbarea stricta* für einen solchen sekundären Keil, und wir müssen in einem solchen Falle die Drüsen als offen auffassen (Velenovsky 12; S. 6).

Bei den anderen in Rede stehenden Pflanzen ist die sekundäre Natur des Mittelhöckers nicht immer so deutlich wie bei *Barbarea stricta,* sondern durch Verschmelzung und Ausgleichung verwischt. Bei *Barbarea* finden sich beide Formen in derselben Gattung vereinigt: bei *B. stricta* ist zwischen den beiden seitlichen Erhebungen ein akzessorischer Keil eingeklemmt, so daß die Drüse dreilappig erscheint (Fig. 16), bei *B. vulgaris* haben sich die Furchen zwischen den drei Höckern etwas ausgeglichen, so daß die Drüse nur mehr schwach dreihöckerig mit größerem Mittelhöcker erscheint (Fig. 17). Die Zitate auf Seite 357 zeigen aber mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, daß, wenn bei *B. vulgaris* schon eine dreihöckerige laterale Drüse vorkommt, sie nicht ausschließlich dreihöckerig vorkommt, sondern auch zweihöckerig oder zweilappig (Villani 13; S. 405), während H. Müller sogar zwei freie Drüsenhöcker an den Seiten des kurzen Staubfadens gefunden hat (6; S. 164). Hier haben wir also alle Übergänge von den freien Drüsen des Alyssumtypus bis zu der dreihöckerigen Drüse des Erysimumtypus bei einer und derselben Pflanze.

b) Die laterale Drüse von *Arabis alpina* und *albida* umgibt das kurze Filament von außen und endigt in einem zungenförmigen Anhängsel, das in den Kelchsack der lateralen Sepala hineinhängt (Taf. XIII, Fig. 4). Läßt sich diese Form auf den Alyssumtypus zurückführen? Anstelle einer besonderen Antwort auf diese Frage stelle ich die fragliche Drüse in eine Reihe mit den Drüsen der Gattung *Aubrietia*: Fig. 1—3 und verweise auf die Worte Boissiers über die Drüsen dieser Gattung (2; S. 250): „Glandulae valvares geminae (! im Gegensatz zu Velenovsky) saepe in unam coalitae basi deflexa elongatae. — Genus glandularum formâ *Arabidis* sectionem *Euarabidem* referens."

Wer weiß, ob nicht auch bei *Euarabis* Einkerbungen an der

Spitze des Anhängsels vorkommen, jedoch von Velenovsky und Bayer für unwichtig gehalten, und deshalb nur Drüsen ohne solche abgebildet worden sind? Man könnte die Ähnlichkeit zwischen den Drüsen von *Euarabis* und *Aubrietia* vielleicht für zufällig halten, sie hat jedoch ganz entschieden sogar systematische Bedeutung, wie weiter unten noch ausgeführt wird. Die lateralen Drüsen von *Aubrietia* hat Velenovsky selbst auf den Alyssumtypus zurückgeführt. Siehe unten.

c) Nun bleibt nur noch die „dreizipfelige" Drüse von *Lunaria* zu erklären (Fig. 7 und 9). Ich kann mir die Sache leicht machen, indem Velenovsky selber die Drüse von *Lunaria* auf dem Umweg über *Aubrietia* merkwürdigerweise aus dem Alyssumtypus ableitet: „Die Drüsen dieser Gattung *(Aubrietia)* sind von so sonderbarem, eigenartigem Typus, daß wir nirgends bei einer anderen Crucifere etwas ähnliches vorfinden. (?) Wir können diese Form dadurch auf den gewöhnlichen Drüsentypus in der Abteilung der *Siliculosae* zurückführen, daß wir sie als zwei untere, nach vorne stark herabgedrückte und mit den vorderen Enden einander genäherte und verwachsene Drüsen auffassen können. Wenigstens berechtigen uns die sich beständig wiederholenden zwei großen vorderen Hörnchen und die oft tiefe Spaltung[1]) dieser Hörnchen fast bis zum Staubfaden selbst (z. B. bei *A. Columnae!*) zu dieser Auffassung. Und denken wir uns noch diese Drüsen auch hinten vollständig geschlossen, so erhalten wir die Drüsengestalt der folgenden Gattung *Lunaria*, so daß wir sehen, daß auch die sonderbare Form der Drüsen bei *Lunaria* zum Drüsentypus der *Siliculosae* gehört" (12; S. 24), welch letzterer bekanntlich nach Velenovsky der Alyssumtypus ist (vgl. S. 360).

Unbefangen betrachtet gehört die Drüse von *Aubrietia* dem Arabis-, die von *Lunaria* dem Sisymbriumtypus an. Würde Velenovsky sich die Mühe genommen haben, sie aus dem Alyssumtypus abzuleiten, wenn die beiden Gattungen anstatt siliculos — siliquos wären? Doch darüber später.

Jedenfalls ist aus dem Obigen zu ersehen, daß auch diese scheinbar widerstreitenden Fälle mit der größten Leichtigkeit, zum Teil mit Velenovskys eigenen Prinzipien aus dem Alyssumtypus abgeleitet werden können. Es gibt keine Gattung der Cruciferen, bei welcher nicht die eine oder die andere Art wenigstens, wenn schon nicht alle, auf den Alyssumtypus zurückweisende Spuren an ihren Drüsen aufweisen würden.

10. Ein weiteres Augenmerk von nicht zu unterschätzender Tragweite sehe ich in einigen Bemerkungen Hildebrands und H. Müllers, die meiner Ansicht nach bisher nicht genügend gewürdigt worden sind. Ich zitiere einige hierhergehörige Stellen aus Hildebrand (5): „*Cheiranthus Cheiri* hat am Grunde der kurzen Filamente einen Wulst, von welchem zwei Spitzen nach außer-

[1]) Man beachte, daß in diesem Falle ganz ausnahmsweise die Spaltung der lateralen Drüsen an dieser Stelle ganz in meinem Sinne gedeutet wird!

halb rechts und links hervortreten, die den Honigsaft in die Aussackung des Kelchblattes ausscheiden" (S. 12). — „Bei *Aubrietia Pinardi* steht am Grunde eines jeden kurzen Filamentes eine zweizipfelige Saftdrüse, und ihre beiden Zipfel, die sehr stark ausscheiden, hängen in die Aussackung des Kelchblattes hinein" (S. 13). — *Rapistrum rugosum:* „Innen am Grunde ihrer Filamente steht eine (laterale) Saftdrüse von breitgezogener Gestalt, die an zwei Stellen Saft ausscheidet" (S. 25). — „Bei *Brassica Napus* hingegen sind zwei der Saftdrüsen, nämlich die an der inneren Basis der kürzeren Filamente gelegenen, größer als die beiden anderen und scheiden an zwei Stellen Saft aus" (S. 27). — Bei *Dentaria pinnata* „findet sich nämlich außer der an der Außenseite der Basis der kurzen Filamente stehenden, an zwei Stellen ausscheidenden, zweihöckerigen Saftdrüse . . . ." (S. 31).

H. Müller (6): Bei *Draba aizoides* „habe ich nur zwei die Basis der beiden kürzeren Staubfäden außen und an den Seiten umwallende fleischige Wülste bemerkt, die vier in den vier Winkeln zwischen je einem kürzeren und längeren Staubfaden sitzen bleibende Honigtröpfchen absondern" (S. 164). — *Arabis bellidifolia:* „Außerdem ist jeder der beiden kürzeren Staubfäden an seiner Basis außen von einem grünen fleischigen Wulst umwallt, der rechts und links je einen Tropfen Honig hervortreten läßt."

Diese Zitate stellen fest, daß morphologisch scheinbar einfache Drüsenhöcker des Sinapistypus und laterale Drüsenringe tatsächlich physiologisch paarig sind. Die sezernierenden Stellen liegen rechts und links vom kurzen Staubgefäß oder von der lateralen Symmetrieebene. In der physiologischen Paarigkeit kommt aber morphologisch der Alyssumtypus zum Vorschein.

Ziehen wir aus den vorausgegangenen Überlegungen die Summe, so ergibt sich im Zusammenhang mit der Theorie Velenovskys von der Entstehung der medianen Drüsen aus den lateralen der Satz: Der lateral-vierdrüsige Nektarientypus oder der Alyssumtypus stellt den Grundtypus der Cruciferen-Nektarien dar, von welchem sich alle übrigen Drüsenformen durch einfache Prinzipien (Vergrößerung oder Ausbreitung auf dem Torus und damit direkt zusammenhängender Verschmelzung ursprünglich getrennter Drüsenhöcker) ableiten lassen:

1. Durch Berührung und schließliche Verschmelzung der an und für sich meist hinter dem kurzen Staubgefäß genäherten freien Drüsenhöcker entsteht der nach der Terminologie von Velenovsky außen mehr oder weniger offene, innen ganze Drüsenwulst des Erysimumtypus.

2. Waren die verschmelzenden Drüsen nur klein und ohne herablaufende Verlängerungen nach unten, dann ist das Verschmelzungsprodukt nicht oder nur wenig umfassend: die laterale Drüse des Sinapistypus.

3. Verschmelzen die herablaufenden Enden der freien Drüsenhöcker unter (vor) dem kurzen Filament, so entsteht der innen mehr oder weniger offene, außen ganze Drüsenwulst des Arabistypus.

4. Bei weitgehender Verschmelzung und geringer Umfassung des kurzen Filamentes entsteht der Heliophilatypus. (Bisher nur bei dieser Gattung konstatiert. Das hängt wohl mit der Tatsache zusammen, daß die freien Drüsenhöcker des Alyssumtypus meist nach oben gerückt sind, also eine vollständige Verschmelzung unter dem kurzen Filament wie bei *Heliophila* zu einer einfachen Drüse ganz naturgemäß selten vorkommen muß.)

5. Verschmelzen die sich ausbreitenden freien Drüsen vorn und rückwärts, so entsteht der ringsum geschlossene Wulst des Sisymbriumtypus.

6. Neben und gleichzeitig mit diesen Vorgängen spielen sich an den lateralen Drüsen jene Veränderungen ab, welche nach Velenovsky zur Bildung der medianen Drüsen Veranlassung geben können.

Endlich sei noch hervorgehoben, daß die hier vorgetragene Ansicht von dem Grundtypus der Cruciferen-Nektarien in gewissem Sinne auf ihre Richtigkeit geprüft werden kann, und zwar durch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Drüsen. Ist meine oben dargelegte Ansicht richtig, dann ist zu erwarten, daß bei allen Cruciferen die lateralen Drüsen in Form von getrennten, rechts und links vom kurzen Filament zur Entwickelung gelangenden Höckern angelegt werden. Die medianen Drüsen könnten in einigen wenigen Fällen vielleicht (*Brassiceae* z. B.) schon eine derartige Selbständigkeit erlangt haben, daß sie vielleicht ebenfalls getrennt angelegt werden. Jedenfalls aber haben wir Gelegenheit, durch Untersuchung nicht nur der fertigen Drüsen wie bisher, sondern auch ihrer Jugendstadien in jüngeren Blüten und noch uneröffneten Blütenknospen die noch nahezu unbekannte Entwickelung der Honigdrüsen zu studieren und auch auf diese Weise unsere obige These zu erweisen.

Aus einem derartigen entwicklungsgeschichtlichen Studium der Drüsen dürften überhaupt noch mannigfache Aufschlüsse nicht nur über die gegenseitigen Beziehungen der Drüsen zueinander, sondern auch über die systematischen Beziehungen der einzelnen Cruciferen und Cruciferengruppen zueinander zu erlangen sein.

Soweit es meine durch die Berufstätigkeit und verschiedene andere Probleme stark in Anspruch genommene Zeit gestattet, werde ich in der Folge auch diesen Fragen meine Aufmerksamkeit zuwenden.

III. Abschnitt.

Die systematische Bedeutung der Nektarien.

Die gewonnene Erkenntnis von dem einheitlichen gemeinsamen Grundtypus der Cruciferen-Nektarien muß selbstverständlich auch

auf die systematische Bewertung und Verwendung der Drüsen von größtem Einfluß sein. Es liegt jedoch nicht in meiner Absicht, an meine obigen Ausführungen weitgehende Schlußfolgerungen zu knüpfen oder eine selbständige neue Einteilung der Cruciferen auf Grundlage ihrer Drüsenausbildung zu versuchen, und zwar aus verschiedenen Gründen:

1. Vor allem schon deshalb, weil ich die Drüsen bisher noch zu wenig aus eigener Anschauung am lebenden Objekt kannte und das literarisch festgelegte Tatsachenmaterial, wie aus den vorausgegangenen Ausführungen sich ergibt, infolge mannigfacher Umstände nicht zuverlässig, und eindeutig genug ist, um einem neuen Einteilungsversuch zur Grundlage zu dienen.

2. Dies hängt hauptsächlich damit zusammen, daß die Verhältnisse und Beziehungen der Drüsengestalt zu den Bedingungen der Außenwelt noch fast gar nicht studiert sind. Auf die große Variabilität der Drüsen wurde oben schon mehrfach hingewiesen. Die Bedingungen und Gesetze dieser Variabilität, die Abhängigkeit der Drüsengestalt von Standorts- und Ernährungsverhältnissen, vom Insektenbesuch, vom Entwickelungsstadium der Blüte, ja vielleicht auch von der Belegung resp. Nichtbelegung der Narbe sind noch in jeder Hinsicht nahezu unbekannt. Da die Honigdrüsen aber den vitalsten Bedürfnissen der Pflanzen, der Fortpflanzung, zu dienen bestimmt sind, so ist ein Einfluß dieser Verhältnisse auf ihre Form und Ausbildung von vornherein höchst wahrscheinlich, so daß die bisherigen Versuche, ein Cruciferensystem auf Grund der Drüsenausbildung aufzustellen wohl als verfrüht zu bezeichnen sind.

Die große Gefahr, in die man bei derartigen verfrühten Einteilungsversuchen unausbleiblich geraten muß, ist eben die, variable Anpassungsmerkmale für konstante Organisationscharaktere zu halten und ihnen systematischen Wert zuzuschreiben. Bevor man also ernstlich wird daran gehen können, ein Cruciferensystem mit Hilfe der Nektarien aufzubauen, wird man zuerst gewisse Vorfragen erledigen müssen, die für die systematische Verwertung der Drüsen von großer Bedeutung sind: Einfluß der Standorts- und Ernährungsverhältnisse (Gartenkultur), ermöglichter und verhinderter Insektenbesuch, Alter und Deflorationszustand der Blüte.

3. Es spricht ja schon die Tatsache, daß — wenigstens unseren gegenwärtigen Kenntnissen nach — nahe verwandte Arten derselben Gattung dennoch verschiedene Drüsentypen besitzen können (z. B. *Malcolmia* und *Biscutella;* s. O.), dafür, daß die abgeleiteten Drüsentypen in vielen Fällen nur Anpassungsformen an verschiedene äußere Faktoren sein dürften. Wenn man aber bedenkt, daß die Variations- und Entwickelungsmöglichkeiten der Drüsen vom gemeinsamen Grundtypus aus sich doch nur innerhalb eines relativ begrenzten Spielraumes betätigen können, so wird man einsehen, daß bei den abgeleiteten Drüsentypen sehr leicht Konvergenzen vorkommen können, d. h. daß aus dem gemeinsamen Grundtypus sich an verschiedenen Stellen der Entwickelungsreihen gleiche Drüsentyqen unter denselben oder ähnlichen Bedingungen entwickelt haben können. Die Ähnlichkeit der Drüsenform muß

also nicht unbedingt für eine natürliche Verwandtschaft sprechen — vorausgesetzt daß der konstatierte Drüsentypus überhaupt ein konstantes Merkmal ist.

Trotz dieser einschränkenden Bemerkungen bin ich jedoch weit entfernt davon, den Honigdrüsen der Cruciferen vielleicht jeden systematischen Wert überhaupt abzusprechen. Im Gegenteil. Ich glaube, daß das Studium der Nektarien sehr wohl geeignet ist, über die Verwandtschaftsverhältnisse der Cruciferen Licht zu verbreiten, nur halte ich eben hierbei gewisse Kautelen für notwendig, die sich nur nach Erledigung der oben gestellten Vorfragen mit Sicherheit dürften treffen lassen.

Wenn ich daher im Folgenden trotzdem versuche, — nicht ein systematisches Schema zu geben, sondern einige Gesichtspunkte in systematischer Richtung anzugeben, so bin ich mir vollständig bewußt, daß dies auf Grund eines unzulänglichen Materials geschieht. Immerhin aber glaube ich, daß insbesondere durch einen Vergleich der Drüsenausbildung mit dem anatomischen Merkmal der Myrosinzellen die systematische Bedeutung der Honigdrüsen ins rechte Licht gerückt wird, das andererseits wieder auf die Myrosinzellen als systematisches Merkmal zurückstrahlen muß.

1. Vor allem erscheint mir der oben erbrachte Nachweis, daß allen Nektarienformen der Cruciferen mehr oder weniger deutlich ein einziger gemeinsamer Grundtypus zugrunde liegt, der bei genauerer Betrachtung doch nur wenig variiert erscheint, als ein weiterer Beitrag zu der längst bekannten Tatsache, daß die Cruciferen in morphologischer Hinsicht eine außerordentlich gleichförmige und in ihrem Grundcharakter wenig abgeänderte Familie darstellen.

2. Aus der Existenz zahlloser Übergänge zwischen den wichtigeren Drüsentypen schließe ich, daß es vielleicht später einmal leichter sein werde, auf Grund der Honigdrüsen phylogenetische Reihen zu konstruieren, als die Drüsen zur Trennung und Unterscheidung von Verwandtschaftsgruppen zu verwenden. Das wäre selbstverständlich kein Nachteil, im Gegenteil. Vorausgesetzt natürlich wieder, daß es sich um konstante Merkmale handelt, was aber erst festzustellen sein wird.

3. Der einheitliche Grundtypus der Honigdrüsen deutet auf einen gemeinsamen Vorfahrenstamm hin, dessen letzte Auszweigungen die heutigen Cruciferen repräsentieren.

4. Von dem gemeinsamen Vorfahrenstamm scheinen sich die *Brassiceae (Orthoploceae)* am meisten entfernt zu haben:

a) durch die charakteristische Verschmelzung der lateralen paarigen Drüsenhöcker hinter dem kurzen Staubfaden zu einer einzigen Drüse, die jedoch Spuren der ursprünglichen Zweiheit vielfach noch erkennen läßt.

b) Durch Fixierung einer einzigen oberen Drüse unter jedem langen Staubgefäßpaare und Rückbildung der die lateralen mit den medianen ursprünglich verbindenden Seitenwälle.

c) Durch die grundsätzlich abweichende Wurzellage im Samen.

Daß die *Orthoploceae* anatomisch bezüglich der Eiweiß-Idioblasten durchaus einheitlich sind (*Exo-Idioblastae*) wurde an anderer Stelle gezeigt (9; S. 283).

Da nun die *Orthoploceae* nach der Ausbildung ihrer Nektarien das Ende eines besonderen Entwickelungszweiges der Cruciferen repräsentieren, so kommt man unwillkürlich zu der Vermutung, daß dann vielleicht auch der Idioblastentypus der *Orthoploceae,* also die Mesophyll-Idioblasten, ein Endtypus sein könnte. Meine gegenwärtigen Untersuchungen haben mir nun tatsächlich gewisse Andeutungen geliefert, aus denen hervorzugehen scheint, daß die Mesophyll-Idioblasten Endstadien einer Entwickelungsreihe repräsentieren, die mit den Leitbündel-Idioblasten beginnt. Dann wären die *Endo-Idioblastae* an den Anfang einer Reihe zu setzen, die sich über hetero-idioblastische Gattungen bis zu den *Exo-Idioblastae* fortsetzen würde. Da diese Vermutung jedoch vorläufig noch sehr problematisch ist, so spreche ich sie nur mit aller nur denkbaren Reserve aus, bis mir meine weiteren Untersuchungen vielleicht noch eine größere Zahl von Anhaltspunkten geliefert haben werden.

Erscheinen die *Orthoploceae* auch bezüglich der Honigdrüsen als natürliche Verwandtschaftsgruppe, so herrscht bezüglich der übrigen Cruciferen noch die größte Unklarheit, indem die bisherigen Ergebnisse der Nektarienforschung gerade hier noch durchaus unzulänglich zur Aufstellung der Verwandtschaftsverhältnisse ist, wenngleich sich Anhaltspunkte vorfinden.

5. So erscheint es z. B. auffällig, daß die Hauptmasse derjenigen Cruciferen, welche eine gewisse Neigung zur Umfassung der kurzen Staubfäden durch die laterale Drüse bekunden (— allerdings in der einseitigen Darstellung Velenovskys und Bayers, was nicht zu vergessen ist) und zugleich durch den Besitz einer Schote ausgezeichnet ist, Leitbündel-Idioblasten besitzt, also zu den *Endo-Idioblastae* zu zählen ist.

6. Weiterhin haben noch insbesondere die *Alysseae* fast durchweg einheitliche Entwickelung sowohl der Nektarien als auch der Idioblasten. Was die letzteren betrifft, sind sie *Exo-Idioblastae,* in Bezug auf die ersteren zeigen sie den reinen Grund- oder Alyssumtypus.

7. Daß das Merkmal der Keimlage im Samen (abgesehen natürlich von den eine besondere Stellung einnehmenden *Orthoploceae*) nicht imstande ist, systematisch brauchbare, natürliche Gruppen zu schaffen, wurde von verschiedenen Seiten bereits vielfach auf Grund verschiedener Erwägungen betont. Das Studium der Honigdrüsen leistet einen weiteren Beitrag zu diesem Thema, wie aus den Zitaten nach Velenovsky auf S. 355 vorliegender Arbeit zu ersehen ist.

8. Aber auch die Länge der Frucht (resp. das Verhältnis der Länge zur Breite), von Velenovsky und Bayer (auf Linné zurückgreifend) als Haupteinteilungsprinzip verwendet, erweist sich in dieser umfassenden Anwendung als trügerisch, und zwar entgegen der Meinung der eben genannten Forscher gerade auf Grund der Nektariengestalt. Andeutungen darüber wurden bereits früher

gemacht (vgl. S. 380 und 381). Dieser Punkt möge eine etwas eingehendere Erörterung finden.

Die Gattung *Aubrietia* besitzt eine Silicula, sollte also eigentlich nach der Anschauung Velenovskys, daß den *Siliculosae* der Alyssumtypus eignet, diesen Drüsentypus zeigen. Wie das Zitat auf S. 381 zeigt, war Velenovsky daher sehr in Verlegenheit, wohin sie zu stellen sei, da sie von dem nach ihm für die *Siliculosae* charakteristischen Drüsentypus außerordentlich abweicht. Sie zeigt nämlich nicht zwei Paare freier lateraler Drüsen am Grunde der kurzen Staubfäden, sondern einen innen offenen lateralen Drüsenring mit zwei in einen tiefen Kelchsack der lateralen Sepola hineinhängenden Zipfeln (Fig. 1—3), eine Drüsenform, wie sie sich nach Velenovsky angeblich bei keiner anderen Crucifere vorfindet (vgl. das Zitat auf S. 381). Ein genaueres Studium der schönen Abbildungen Velenovskys zeigt aber, daß das letztere nicht richtig ist. Ganz dieselbe laterale Drüsenform besitzt, wie schon gesagt, *Euarabis* (*Arabis alpina*), was bereits von Boissier (2; S. 250) erkannt worden war (Fig. 4). Was Velenovsky gehindert hat, die grundsätzliche Gleichheit der lateralen Drüsenform von *Arabis alpina* und *Aubrietia* zu erkennen, ist offenbar nichts anderes als eine gewisse Voreingenommenheit für den unbedingten Parallelismus zwischen Drüsengestalt und Fruchtform resp. die etwas voreilige Verallgemeinerung der Beobachtungstatsache, daß bei vielen Cruciferen ein derartiger Parallelismus wirklich besteht.

Daß die Schwierigkeit, die Gattung *Aubrietia* unterzubringen, nicht klein ist, ist auch daraus zu ersehen, daß Bayer sie überhaupt vollständig übergeht und unerwähnt läßt, obwohl sie von Velenovsky genau untersucht worden war. Wäre *Aubrietia* siliquos, dann hätte letzterer sicher auch nicht versucht, ihren Drüsentypus (und den von *Lunaria*) ganz ausnahmsweise und von den übrigen Ableitungen abweichend aus dem Alyssumtypus abzuleiten. Bayer, der sämtliche laterale Drüsentypen konstant aus dem Sisymbriumtypus herleitet, konnte aber die Drüsen von *Aubrietia* ohne Inkonsequenz nicht mit Velenovsky aus dem Alyssumtypus ableiten, und ließ sie aus seinem Schema lieber ganz weg. Wie sehr dies für den Grundtypus-Charakter des Alyssumtypus spricht, ist klar.

Man wird mir vielleicht einwenden, die Ähnlichkeit der Nektarien von *Aubrietia* und *Euarabis* brauche nicht unbedingt die systematische Zusammengehörigkeit der beiden zu bedeuten. Gewiß, habe ich doch selbst die Giltigkeit des in diesem Schlußkapitel Gesagten von der künftigen Beantwortung gewisser Vorfragen abhängig gemacht. Ich glaube aber doch, daß in dem vorliegenden Falle sicherlich niemand, der *Aubrietia* und *Euarabis* kennt, einen Einwand gegen die Zusammenstellung der beiden erheben wird. *Euarabis* und *Aubrietia* sind bis auf die Unterschiede in der Fruchtform (siliqa — silicula) und in den oberen Drüsen (*Aubrietia* hat keine — *Euarabis* zungenförmige, mit den lateralen verbundene) schlechterdings morphologisch, habituell und anatomisch gleich. Sie stimmen überein in Keimlage, im Samen, Habitus (vgl. auch

Arabis aubrietioides Boiss.), ästige Behaarung, Blattform, Verzweigung; beide besitzen sackartig vertiefte laterale Kelchblätter. Einige Arabisarten resp. Formen besitzen auch violette Färbung der Petala, wie sie für *Aubrietia* charakteristisch ist.

Dazu kommt aber noch die anatomische Übereinstimmung, die mir schon aufgefallen ist, als ich an das Studium der Honigdrüsen noch gar nicht dachte. *Aubrietia* besitzt nämlich wie *Euarabis* keine nachweisbaren Myrosinzellen (vgl. 10; S. 463 ff.) und das Mesophyll ist bei beiden ganz gleich gebaut. Insbesondere besitzen beide ein ganz charakteristisches, sehr lakunöses, an ein Sternparenchym erinnerndes Schwammgewebe. Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß Prantl (8; S. 188 u. 191) *Aubrietia* und *Arabis* in zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Gruppen einreiht, *Aubrietia* in die *Hesperideae-Capsellineae* (mit *Draba,* welche bekanntlich zu *Arabis s. str.* in ähnlichen Beziehungen steht), *Arabis* in die *Hesperideae-Turritinae.*

Auch *Lunaria* wußte Velenovsky nicht recht unterzubringen. Ihr Drüsentypus weicht von dem nach Velenovsky für die *Siliculosae* charakteristischen ebenfalls sehr ab. Auf Grund einer oberflächlichen Ähnlichkeit hat Velenovsky *Lunaria* mit *Aubrietia* zusammengekoppelt, für welche ein Partner wohl erwünscht sein mußte. Ein Blick auf die beiderseitigen Drüsen (Fig. 7, 9 resp. 1—3) zeigt aber zur Genüge, daß diese Zusammenstellung unbefriedigt läßt. Bayer machte denn auch lieber aus *Lunaria* eine monotype Gruppe der *Lunarieae* (1; S. 140) innerhalb der *Siliculosae,* während *Aubrietia* ganz ausgelassen wurde. Doch lehnt er sich immerhin in der Weise an Velenovskys Ableitung des Drüsentypus von *Lunaria* aus dem Alyssumtypus an, daß er seine *Lunarieae* unmittelbar vor seinen *Alysseae* einreiht, obwohl die Drüse entschieden den Sisymbriumtypus repräsentiert.

Sucht man aber unbefangen nach ähnlichen Drüsenformen, so findet man unter den von Velenovsky abgebildeten eine laterale Drüse von der größten Ähnlichkeit mit der von *Lunaria.* Es ist aber merkwürdigerweise keine Gattung, für welche Velenovsky den Sisymbriumtypus angibt, sondern eine, die nach ihm im allgemeinen den Arabistypus zeigt, nämlich *Arabis* selbst, bei welcher sich diese außerordentlich ähnliche Drüse findet. Es ist die von *A. colorata* Tausch. (Fig. 8). Diese Drüse zeigt, abweichend von dem für *Arabis* nach Velenovsky charakteristischen Arabistypus (Drüsen-Variabilität!) den ausgesprochenen Sisymbriumtypus, und stimmt im übrigen in der ganzen Verteilung der Massen auf dem Drüsenring vollkommen mit *Lunaria* überein.

Ich will nicht leugnen, daß die Ähnlichkeit eine zufällige sein kann, eine Kongenenzerscheinung vielleicht. Aber könnte nicht tatsächlich eine nähere Verwandtschaft bestehen zwischen *Arabis s. str.* und *Lunaria?* Ich weise darauf hin, daß beide exoid-idioblastisch sind (9; S. 283); und ist nicht das „Schötchen“ von *Lunaria,* absolut genommen, viel länger als manche „Schote“? Ist es absurd, das „Schötchen“ von *Lunaria* als „Schote“ mit ausnahmsweise sehr breiter Scheidewand zu betrachten? — Gerade

bei den Cruciferen kann das scheinbar heterogene oft gerade sehr nahe verwandt und das scheinbar verwandte sehr heterogen sein.

Lundenburg, Dezember 1910.

Zitierte Literatur.

1. Bayer, A., Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. (Beih. z. Bot. Centralbl. XVIII, 2. 1905.)
2. Boissier, E., Flora orientalis. I. 1867.
3. Celakovsky, L., Prodromus der Flora von Böhmen. 1867. (zit. nach Bayer.)
4. Eichler, A. W., Über den Blütenbau der Fumariaceen und Cruciferen. (Flora. 1865.)
5. Hildebrand, F., Vergleichende Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XII. 1879—81.)
6. Müller, H., Einige tatsächliche und theoretische Bemerkungen zu F. Hildebrands vergleichenden Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. Ebenda.
7. Nicotra, L., Sulla simmetria fiorole delle Crocifere. (V. Rendiconti d. Congr. Bot. Nazion. Palermo 1902. Palermo 1903; zit. nach Villani.)
8. Prantl, K., *Cruciferae* in Englers Pflanzenfamilien. III, 2. 1891.
9. Schweidler, J. H., Über die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen etc. [Vorl. Mitteilung.] (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXIII. 1905.)
10. — Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. etc. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. XXVI. 1910.)
11. — Der Grundtypus der Cruciferen-Nektarien. [Vorl. Mitt.] (Ber. d. D. bot. Ges. XIII. 1910.)
12. Velenovský, J., O medových žlázkách rostlin křižatých. [Über die Honigdrüsen der Kreuzblütler.] (Abhandlungen [nicht Sitzungsber.!] d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. 1883.)
13. Villani, A., Dei nettarii delle Crocifere e del loro valore morfologico nella simmetria fiorale. (Malpighia. XIX. 1905.)

Erklärung der Figuren.

(Tafel XIII.)

Sämtliche Figuren sind Kopien nach Velenovsky resp. Bayer in der von diesen Autoren gebrauchten Originalvergrößerung: bei Velenovsky 40fach, bei Bayer ist die Vergrößerung nicht angegeben.

Fig. 1. *Aubrietia deltoidea* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 37). Laterale Drüse.
„ 2. *Aubrietia columnae* Guss. (Vel.; Taf. II. Fig. 43). Ebenso.
„ 3. *Aubrietia Pinardi* Boiss. (Vel.; Taf. II. Fig. 38). Ebenso.
„ 4. *Arabis alpina* L. (Vel.; Taf. III. Fig. 25). Ebenso.
„ 5. *Draba verna* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 24). Ebenso.
„ 6. *Chamaeplium officinale* Wallr. (Vel.; Taf. IV. Fig. 7). Laterale und (seitlich) mediane Drüsen.
„ 7. *Lunaria biennis* Moench. (Vel.; Taf. II. Fig. 42). Laterale Drüse.
„ 8. *Arabis colorata* Tausch. (Vel.; Taf. III. Fig. 24). Laterale und (an den Seiten) mediane Drüsen.

Fig. 9. *Lunaria rediviva* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 29). Laterale Drüsen.

„ 10. *Matthiola annua* L. (Vel.; Taf. I. Fig. 2). Laterale Drüse mit an den Enden angeschwollenen seitlichen Ausläufern.

„ 11. *Malcolmia africana* L. (Vel.; Taf. I. Fig. 6). Laterale Drüsen links und rechts vom kurzen Filament.

„ 12. *Roripa silvestris* Boiss. (Vel.; Taf. I. Fig. 12). Von den lateralen Drüsen (rechts und links) ausgehende, einander in der Blütenmediane entgegenlaufende seitliche Ausläufer.

„ 13. *Roripa terrestris* Celak. (Vel.; Taf. I. Fig. 13). In der Mediane miteinander verschmelzende seitliche Ausläufer der lateralen Drüsen.

„ 14. *Roripa austriaca* Boiss. (Vel.; Taf. I. Fig. 17). Laterale (rechts und links) und mediane (Mitte) Drüsen, miteinander durch „seitliche Ausläufer“ verbunden. Die mediane Drüse ist durch Verschmelzung der angeschwollenen Enden der „seitlichen Wälle“ oder Ausläufer hervorgegangen. Fig. 12, 13 und 14 stellen eine Reihe dar, welche dies erläutern soll.

„ 15. *Arabis arenosa* Scop. (Vel.; Taf. II. Fig. 8.) Die laterale Drüse die Basis des kurzen Staubfadens von außen umfassend und mit den kegelförmigen paarigen medianen Drüsen durch einen dünnen „seitlichen Wall“ in Verbindung stehend.

„ 16. *Barbarea stricta* Andrz. (Vel.; Taf. I. Fig. 5). Dreilappige laterale und einfache mediane Drüsen.

„ 17. *Barbarea vulgaris* R. Br. (Vel.; Taf. I. Fig. 4). Dreihöckerige laterale Drüse und mediane Drüsen.

„ 18. *Alyssum incanum* L. (Vel.; Taf. IV. Fig. 17). Dreiseitig pyramidale laterale Drüsen rechts und links vom kurzen Filament.

„ 19. *Sisymbrium Sophia* L. (Vel.; Taf. III. Fig. 15.) Laterale Drüse mit seitlichen Ausläufern, die (in der Figur nicht sichtbar) unter den längeren Staubfäden einen drüsigen Querwall bilden analog der Figur 27.

„ 20. *Chorispora iberica* DC. (Vel.; Taf. IV. Fig. 27). Laterale Drüse (halbringförmig) und paarige mediane Drüsen.

„ 21. *Melanosinapis communis* Schimp. et Spenn. (Vel.; Taf. V. Fig. 26). Zweihöckerige laterale und einfache mediane Drüsen.

„ 22. *Iberis amara* L. (Bayer; Taf. I. Fig. 14a). Laterale Drüsen rechts und links vom kurzen Filament.

„ 23. *Thlaspi arvense* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 35). Laterale Drüsen mit kurzen seitlichen Ausläufern.

„ 24. *Thlaspi montanum* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 21). Der Mediane sich nähernde angeschwollene Enden der seitlichen Ausläufer der lateralen Drüsen (letzterer links und rechts).

„ 25. *Vesicaria gracilis* Hook. (Vel.; Taf. IV. Fig. 37). Laterale Drüsen.

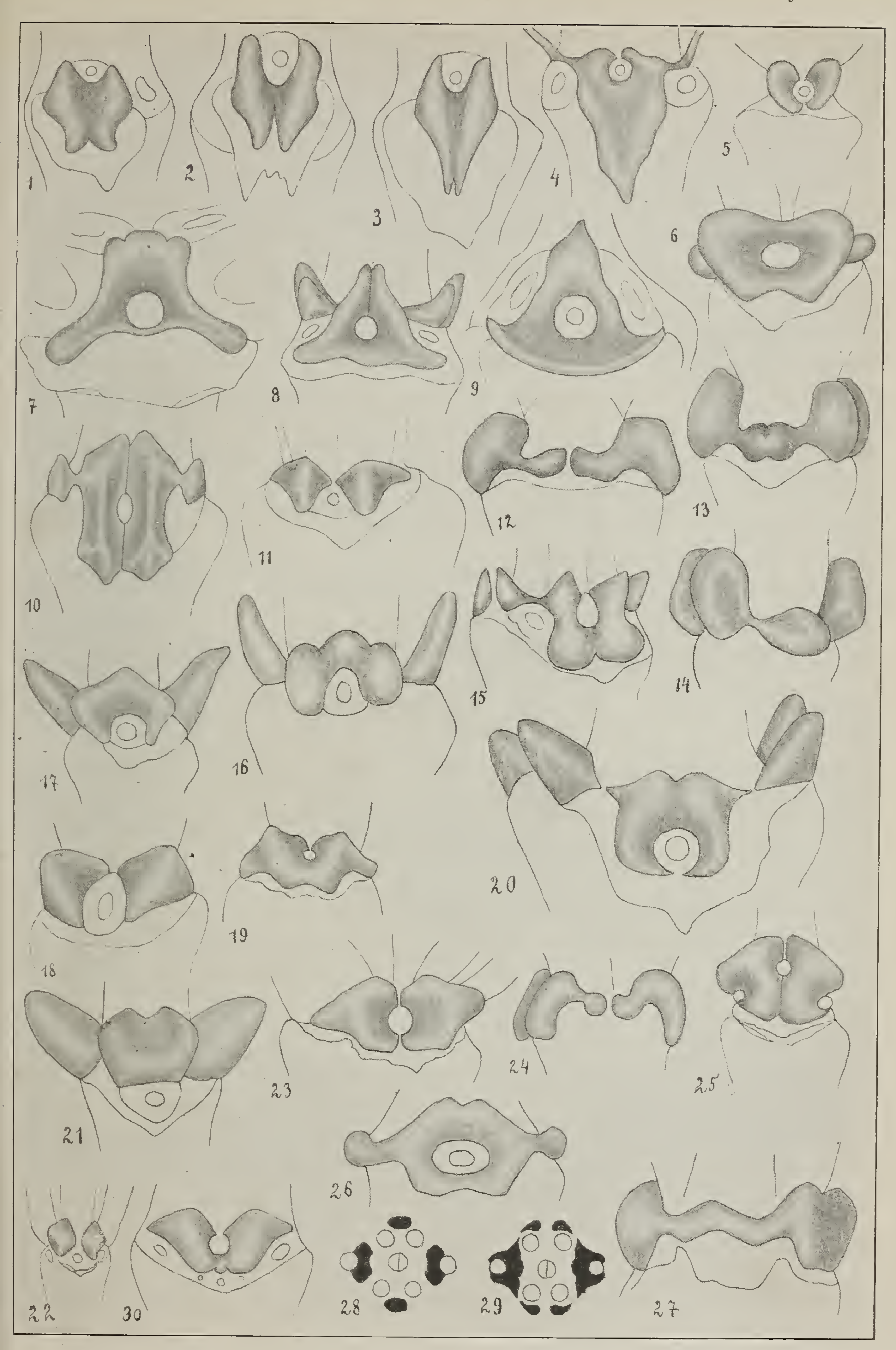
„ 26. *Sisymbrium decipiens* Bunge (Vel.; Taf. IV. Fig. 20). Ringförmige laterale und wallartige mediane Drüsen.

„ 27. *Sisymbrium erysimoides* Desf. (Vel.; Taf. IV. Fig. 11). Mediane Drüse als einfacher Querwall. Rechts und links die ringförmigen lateralen Drüsen.

„ 28. Drüsendiagramm von *Brassica oleracea* L. (Vel.: S. 45),

„ 29. Drüsendiagramm von *Erysimum angustifolium* Ehrh. (Vel.; S. 45).

„ 30. *Draba aizoides* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 18). Laterale Drüsen mit kleinem sekundärem Keil dazwischen.



J. H. Schweidler gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY

Die Variation der Blattspreite bei Cytisus laburnum L.

Von

Paul Vogler (St. Gallen).

Mit 12 Abbildungen im Text.

Bei Messungen der Blattspreiten von *Vaccinium vitis idaea*, *Vaccinium myrtillus* und *Myrtus communis* hatte G. Ritter 1907 [1]) für die Länge der Blätter mehrgipfelige Kurven erhalten, deren Gipfel angenähert auf den 10fachen Werten der Quadratwurzeln aus den Haupt- und Nebenzahlen der „Fibonaccireihe" lagen. Da bekanntlich sogenannte „Fibonaccikurven" in sehr zahlreichen Fällen [2]) für die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe im Pflanzenreich nachgewiesen sind, so lag der Schluß nahe, für die Mehrgipfligkeit und die Lage der Gipfel bei den Blattkurven dasselbe Erklärungsprinzip anzunehmen, wie es Ludwig für die andern Fälle versuchte, nämlich eine Vermehrung der Organanlagen nach dem Schema des Fibonacci.

Ritter schließt denn auch in der Tat aus der diskontinuierlichen Variation und der Lage der Gipfel der Kurven für die Länge der Blattspreite, es sei für die Einheit der Blattfläche eine Anlage anzunehmen, die sich vermehrt nach dem Schema des Fibonacci. Unter dieser Voraussetzung müßte man für die Blattflächen Kurven erhalten, deren Gipfelwerte sich erhalten wie die Haupt- und Nebenzahlen der Fibonaccireihe, für die einzelnen Dimensionen dagegen wie die Quadratwurzeln aus diesen.

Früher war ich noch vollständig überzeugt von der Richtigkeit der Ludwigschen Erklärung für das Zustandekommen der

---

[1]) Ritter, G., Beiträge zur Physiologie des Flächenwachstums der Pflanzen. (Beihefte zum botan. Centralblatt. Bd. XXII. Abt. II. 1907. 317—330.)

[2]) Vergl. namentlich die zahlreichen Arbeiten von Ludwig im botan. Centralblatt. Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur zu dieser Frage findet sich in meiner Arbeit: Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen. (Jahrbuch 1910 der St. Gallischen Naturwissenschaftl. Gesellschaft. St. Gallen 1911.)

„Fibonaccikurven“ bei Kompositen, Umbelliferen etc., und so leuchtete mir auch die Erklärung Ritters ein, zumal mir ein reiches Untersuchungsmaterial an Blättern von *Vinca minor* zur Verfügung stand, das, wenn man die Ausführungen Ritters in einem Punkte etwas modifizierte, mit seinen Ergebnissen im Prinzip übereinzustimmen schien. Auch ich glaubte in meiner Publikation[1]) für einen neuen Einzelfall den exakten Beweis geführt zu haben, „daß einer bestimmten Flächeneinheit des Blattes eine Anlage entspreche und diese Anlage sich nach dem Schema des Fibonacci vermehre“.

Noch im gleichen Jahre mit meiner Publikation (1908) erschien dann eine größere zusammenfassende Arbeit von Ritter[2]), in der er seine Hypothese noch weiter ausbaute, indem er sie auch ausdehnte auf das Längen- und Körperwachstum im Pflanzenreich. Für uns kommen von seinen Schlußsätzen hauptsächlich in Betracht die beiden letzten: „Um das Zustandekommen der gesetzmäßigen Variation zu verstehen, ergibt sich die Notwendigkeit der Annahme kleinster lebender Individualitäten, die die gesamte lebende Substanz aufbauen. Auf deren gesetzmäßiger, einfachen, im Zahlenverhältnis des Fibonacci geschehenden, in der Natur auch tatsächlich beobachteten Vermehrung würde dann das organische Wachstum beruhen.“

„Zur Erklärung der Wertigkeit der Klassenzahlen bei Längen-, Flächen- und Körperwachstum ist dann weiter einfachst anzunehmen, daß stets die Verteilung der „Einheiten“ im Laufe der Teilungen je eine gleiche, einheitliche bei den einzelnen Organen bleibt, wenn einmal erst die Anordnung in der Organanlage durch organische Kräfte geschehen ist. So ergeben sich ja die direkten Fibonaccizahlen, so auch ihre Quadratwurzeln und Kubikwurzeln, infolge des dadurch bedingten, je nach ein, resp. zwei und drei Dimensionen in gleichem Rhythmus statthabenden Wachstums.“

Das Zahlenmaterial, auf das Ritter diese weittragenden Schlüsse basierte, war allerdings verhältnismäßig gering; namentlich erscheint mir die jeweils gemessene Anzahl von Blättern und Früchten sehr klein. (Das gilt in erhöhtem Maße noch für die Angaben in einer späteren Arbeit Ritters[3]) vom Jahre 1909.) Ferner stimmte mich etwas kritisch der Umstand, daß Ritter bei allen seinen Messungen keine Rücksicht genommen hatte auf das Verhältnis von Länge zu Breite der Blätter, das doch das Resultat, wie ich in meiner Vincaarbeit ausführte, stark beeinflussen muß. Sollte es am Ende nicht doch möglich sein, daß es sich bei den Ritterschen und meinen Untersuchungen um ein Zufallsresultat handelte?

---

[1]) Vogler, P., Variationsstatistische Untersuchungen an den Blättern von *Vinca minor* L. Ein Beitrag zur Theorie des Flächenwachstums der Blätter. (Jahrbuch der naturw. Gesellschaft St. Gallen pro 1907. p. 1—31. St. Gallen 1908.)

[2]) Ritter, G., Das normale Längen-, Flächen- und Körperwachstum der Pflanzen. (Beihefte zum botan. Centralblatt. Bd. XXIII. Abt. I. 1908. p. 273—319.)

[3]) Ritter, G., Über diskontinuierliche Variation im Organismenreich. (Beihefte zum botan. Centralblatt. Bd. XXV. Abt. I. 1909. p. 1—29.)

Das war der Grund, warum ich mich nochmals an eine exakte Nachprüfung des Problems machte; und zwar gedachte ich, ein möglichst einfaches Material aufgrund möglichst zahlreicher Messungen zu untersuchen. So begann ich bereits im Sommer 1908 mit Messungen an den Blattspreiten von *Cytisus laburnum*.

Dieser Strauch erschien mir besonders darum sehr geeignet für solche Untersuchungen, weil die Spreiten seiner Blätter sehr einfach und regelmäßig gebaut sind und weil hier, im Gegensatz zu *Vinca*, die Möglichkeit gegeben war, sehr zahlreiche Blätter eines Exemplars zu messen; mit anderen Worten, ein genotypisch einheitliches Material als Ausgangspunkt zu nehmen.

Schon die ersten 200 Messungen ergaben zwar eine mehrgipflige Variationskurve, aber die Gipfel lagen keineswegs auf den zehnfachen der Quadratwurzeln aus den Fibonaccizahlen, so daß also sicher kein so einfaches Resultat zu erwarten war, wie Ritter es bei anderen Pflanzen gefunden.

Es war also vorauszusehen, daß eine sehr große Anzahl von Messungen nötig würde; eine Anzahl, die mir der kleine Strauch, an dem ich meine Messungen begonnen und an dem unter dem Einfluß von Insekten ein Teil der Blätter plötzlich zu erkranken begann, nicht liefern konnte. Ich dehnte also meine Messungen auf einen zweiten, größeren Strauch aus und erhielt sofort ein unerwartetes Resultat.

Die Spreiten der Blätter dieses zweiten Strauches waren durchweg relativ schmäler als die des ersten. Damit war ein neues Problem gegeben, das mir wichtig genug schien, ihm vorläufig meine ganze Aufmerksamkeit zu widmen. Woher kommt diese Verschiedenheit? Handelt es sich hier um zwei verschiedene Varietäten von *Cytisus laburnum*, oder ist der Unterschied in den Blättern nur bedingt durch äußere Bedingungen? Also verschiedene Genotypen oder nur Phänotypen?

Unterdessen war ich durch Untersuchungen anderer Art sogar gegenüber dem Ludwigschen Erklärungsversuch für das Zustandekommen von Fibonaccikurven bei Blütenständen etc. skeptisch geworden, und wenn mir der Nachweis der Unzulänglichkeit desselben dort[1]) gelingen sollte, so sank die Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit der Ritterschen allgemeinen Hypothese auf ein Minimum. So trat das neue Problem entschieden in den Vordergrund des Interesses, und so wurde denn auch diese Frage weiterhin hauptsächlich verfolgt; das Material mußte aber schließlich doch dazu geeignet sein, die Frage, von der die Untersuchung eigentlich zuerst angeregt wurde, zu entscheiden.

So allgemein formuliert: Repräsentieren die beiden Stöcke von *Cytisus laburnum* zwei verschiedene Genotypen oder nur Phänotypen? wäre natürlich die Frage einer Lösung auf anderem als experimentellem Wege nicht zugänglich. Die Variationsstatistik kann ja nur die Verschiedenheit und den Grad der Verschiedenheit

[1]) Ich glaube, daß mir dieser Nachweis dann gelungen ist in meiner Arbeit: Resultate und Probleme etc.

feststellen, niemals das Warum? derselben. Es handelt sich also für mich, da mir das Experiment aus äußeren Gründen nicht zugänglich war, um eine für meine Untersuchungen geänderte Fragestellung.

Ich kam zu folgender Formulierung meiner Aufgabe:

1. Wie variiert an einem Strauch die Blattspreite nach Länge, Breite und Verhältnis dieser beiden Dimensionen einerseits des Endblättchens, andrerseits des Seitenblättchens?
2. Wie verhalten sich diese Werte in aufeinanderfolgenden Jahren?
3. Wie verhalten sich diese Werte bei Untersuchung einer größeren Anzahl von Sträuchern?

Je nach der Antwort, die sich auf diese drei Fragen ergibt, wird es möglich sein, mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit auch die Frage: Genotypus oder Phänotypus? zu entscheiden.

4. Lassen sich die auftretenden mehrgipfeligen Kurven für Länge und Breite der Blätter erklären auf Grund der Hypothesen von Ludwig und Ritter?

* * *

Es ist selbstverständlich, daß für vergleichende Untersuchungen vorliegender Art nur ausgewachsene Blätter berücksichtigt werden dürfen. Da bietet nun *Cytisus* den großen Vorteil, daß die dunkelgrünen, ausgewachsenen Blätter sich scharf abheben von den etwa später entfalteten, noch nicht vollständig entwickelten.

Die Sammlung der zu messenden Blätter geschah im übrigen ohne Wahl, indem einfach von verschiedenen Ästen des Strauches möglichst sämtliche, nicht verdorbenen Blätter sukzessive gemessen wurden, ohne Unterscheidung zwischen Kurz- und Langtrieben. Ich pflückte jeweils nur soviel Blätter auf einmal ab, als ich in der mir zur Verfügung stehenden Zeit sofort messen konnte, so daß also nie verwelkte Blätter zur Messung kamen. Gemessen wurde jeweils das Endblättchen und eins der Seitenblättchen, ohne Rücksicht auf eventuelle Größenunterschiede zwischen den beiden Seitenblättchen.

Die Messungen wurden in gleicher Weise vorgenommen wie seinerzeit bei den Blättern von *Vinca minor*. Mit einem Objektträger oder sonst einer Glasplatte wurden die frischen Blättchen auf Millimeterpapier leicht angedrückt, wobei sich größte Länge — exklusive Stiel — und größte Breite mit Leichtigkeit auf 1 mm genau ablesen ließen.

Das so erhaltene Material ergab dann große Tabellen für Länge und Breite, die jeweils die Grundlage für alle weiteren Berechnungen bildeten. Es wäre natürlich in der mir zur Verfügung stehenden Zeit technisch unmöglich gewesen, alle notwendigen Berechnungen direkt auf den Millimetermessungen aufzubauen. Ich war darum gezwungen, für die drei ersten Hauptkapitel meiner Publikation mit einem größeren Maßstab zu arbeiten.

Als solchen Maßstab wählte ich für Länge und Breite zur Einheit 5 mm. Einen Moment nur machte mir die Frage Schwierigkeiten, welche 5 mm meines Rohmaterials als 1., 2., 3. u. s. w. Halbzentimeter zu betrachten seien. Da wir bei Messungen als 13 mm lang z. B. alle jene Blättchen bezeichnen, die zwischen $12\frac{1}{2}$ und $13\frac{1}{2}$ mm liegen, so ergibt sich als natürliche Konsequenz, daß wir als 5 Halbzentimeter rechnen die Längen zwischen $2\frac{1}{4}$ und $2\frac{3}{4}$ cm, mit andern Worten: Was unter $2\frac{1}{2}$ mm liegt, bekommt im Halbzentimetermaßstab die Maßzahl 0, was über $2\frac{1}{2}$ mm bis $5\frac{1}{2}$ mm liegt die Maßzahl 1 u. s. w. Ich mußte also in die Halbzentimeterklassen jeweils zusammenfassen diejenigen 5 mm-Messungen, deren Mittelpunkt die 5, 10, 15 u. s. w. bilden. 3—7 mm = 1. Halbzentimeterklasse, 8—12 = 2 cm/$_2$, 13—17 = 3 cm/$_2$ u. s. w.

Daß übrigens dieses Arbeiten mit größeren Klassen als Einheit das Resultat nicht wesentlich beeinflußt, beweisen folgende zwei Beispiele: Für die Länge des Endblättchens vom Strauch I 1908 erhalte ich bei Berechnung aus den genauen Millimetermessungen als Mittelwert: 42,778 mm; aufgrund der 5 mm-Klasse $8{,}531 \pm 0{,}090 \frac{cm}{2}$ das macht auch $42{,}655 \pm 0{,}450$ mm. Die Abweichung beträgt also nur ca. den 4. Teil des „mittleren Fehlers“ des Mittelwertes. Ganz ähnlich ist das Resultat für die Breite des Endblättchens des Strauches II 1908. Aufgrund des mm-Maßstabes Mittelwert = 19,685 mm, auf grund des cm/$_2$-Maßstabes = $3{,}944 \pm 0{,}044 \frac{cm}{2}$ = $19{,}720 \pm 0{,}220$ mm. Erwähnt werden muß hier noch, daß im 4. Kapitel natürlich mit dem Millimetermaßstab gearbeitet wurde.

Den Längen-Breitenindex, die Größe 10 L. : Br., berechnete ich überall aufgrund der Millimetermessungen.

Die Konstanten, durch die die Variationskurven charakterisierbar sind und die wir brauchen, um die verschiedenen Ergebnisse miteinander vergleichen zu können, wurden überall erhalten, nach den von Johannsen: Elemente der exakten Erblichkeitslehre, Jena 1909, angegebenen Methoden. Es wurden berechnet:

M = Mittelwert,
σ = Standardabweichung,
m = mittlerer Fehler,
v = Variationscoefficient,
S = Schiefheit der Kurve,
E = Exzeß.

Über Bedeutung dieser Konstanten siehe a. a. O.

Zur graphischen Darstellung der Variation ist zu bemerken, daß ich klarere Bilder erhielt, wenn ich die Kurven so konstruierte, wie sie sonst für diskrete Varianten angewendet werden, indem ich nur die Klassenmittelpunkte fixierte und sie jeweils direkt miteinander verband. Die kleine Ungenauigkeit, die sich daraus namentlich für die Gipfelklassen ergibt, wird durch die bessere Übersichtlichkeit mehr als aufgehoben.

I. Die Variation der Blattspreite am einzelnen Strauch.

Um eine feste Grundlage für die weiteren vergleichenden Untersuchungen zu haben, müssen wir in erster Linie im Klaren sein über die Variation der Blattspreite eines Strauches. Ich habe darum im Jahre 1908 von zwei verschiedenen Sträuchern je 1000 Endblättchen nebst den zugehörigen Seitenblättchen gemessen. Dazu kamen dann 1909 noch 750 gleiche Messungen an einem dritten Strauch. Das dürfte genügen, um ein zuverlässiges Bild zu erhalten von der Verschiedenheit der Spreiten an einem gegebenen Individuum von *Cytisus laburnum* in einem bestimmten Zeitpunkt.

Strauch I.

a) **Endblättchen:** In Halbzentimeterklassen eingeteilt erhalten wir folgende Korrelationstabelle:

$cm/_2$	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Breite Total
1	9	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11
2	1	19	36	9	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	67
3	—	—	26	64	55	25	5	—	—	—	—	—	—	—	175
4	—	—	—	2	38	71	91	69	14	1	—	—	—	—	286
5	—	—	—	—	—	3	15	72	109	58	15	—	—	—	272
6	—	—	—	—	—	—	—	1	6	32	70	19	1	—	129
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	21	33	9	56
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	4
Breite Total	10	21	62	75	95	99	111	142	129	91	88	40	26	11	1000

Die Kurve für die Länge ist, wie Figur 1 zeigt, eingipflig mit Gipfel auf 9 $cm/_2$ = 45 mm. Als Konstanten dieser Kurve erhalten wir: Mittelwert $= 8{,}53 \pm 0{,}090 \frac{cm}{2} = 42{,}655 \pm 0{,}450$ mm. Standardabweichung $(\sigma) = \pm 2{,}848\ cm/_2 = 14{,}240$ mm. Variationscoefficient = 33,5. Schiefheit = — 0,041. Exzeß = — 0,624. Besonders hinzuweisen ist auf den verhältnismäßig großen negativen Exzeß, der zeigt, daß es sich hier nicht um eine reine Binominalkurve handelt; das — 0,624 ist ein deutlicher Ausdruck dafür, daß die mittleren Abweichungen relativ zu große Frequenzen besitzen, also eine Andeutung einer versteckten Zweigipfligkeit der Kurve.

Die Kurve für die Breite erscheint ebenfalls eingipflig mit Gipfel auf 4 $cm/_2$ = 20 mm.

Als Konstanten erhalten wir: $M = 4{,}372 \pm 0{,}042\ cm/_2 = 21{,}860 \pm 0{,}210$ mm. $\sigma = \pm 1{,}326\ cm/_2 = \pm 6{,}630$ mm. $v = 30{,}3$. $S = -0{,}019$. $E = +0{,}096$. Die Kurve weicht also nur unwesentlich von der Binominalkurve ab, worin aber kein Beweis liegt für die vollständige Einheitlichkeit des Materials.

Um die Zuverlässigkeit der Mittelwerte, auf die wir später vor allem unsere Vergleichungen beziehen müssen, fest-

zustellen, berechne ich die Differenz und ihren mittleren Fehler für die Mittelwerte der ersten und zweiten 500 Messungen.

Für die Länge der Spreite erhalte ich so:

	M	m	σ	v
I. 500	8,940	± 0,130 cm/$_2$	± 2,918 cm/$_2$	32,6
II. 500	8,122	± 0,121 cm/$_2$	± 2,713 cm/$_2$	33,4
Differenz I—II	0,818	± 0,177 cm/$_2$.		

Für die Breite:

	M	m	σ	v
I. 500	4,556	± 0,062 cm/$_2$	± 1,376 cm/$_2$	30,2
II. 500	4,188	± 0,056 cm/$_2$	± 1,247 cm/$_2$	29,8
Differenz I—II	0,368	± 0,083 cm/$_2$.		

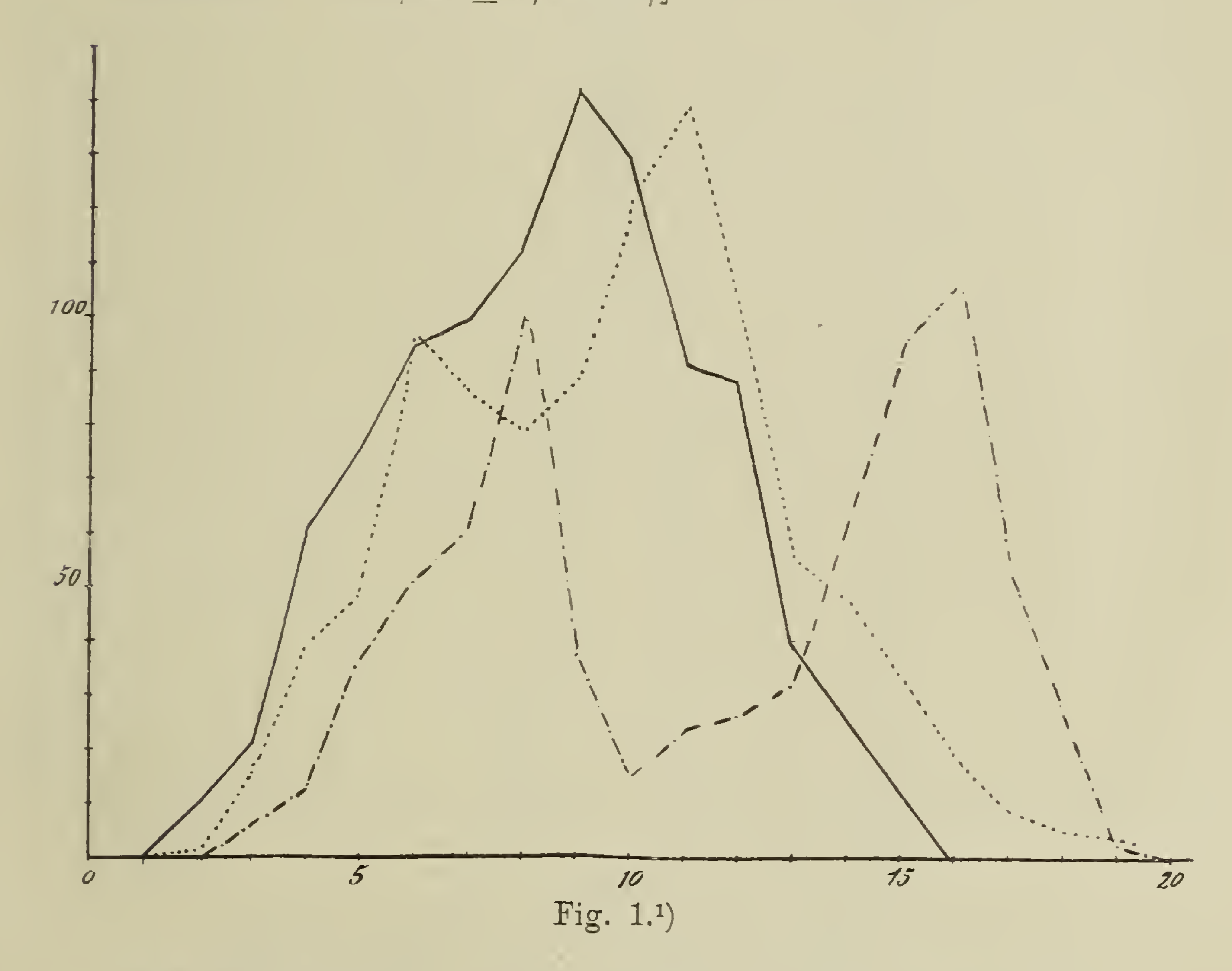


Fig. 1.[1])

In Worten ausgedrückt heißt das:

An ein und demselben Strauch erhalten wir, wenn wir zweimal 500 Blätter miteinander vergleichen, eine tatsächliche Differenz der Mittelwerte, die für die Länge das 4,6-, für die Breite das 4,4-fache des berechneten mittleren Fehlers erreicht. Finden wir also anderswo bei Vergleichungen eine Differenz, die nicht über diese Werte hinausgeht, so ist der Schluß auf eine Realität der Differenz nicht zulässig; sie kann trotz der Anzahl der Messungen noch eine zufällige sein.

Mehr Interesse als die Größe der Spreiten, die sich im absoluten Maß von L. und Br. ausdrückt, hat die Form der Spreite, als deren zahlenmäßigen Ausdruck wir hier, wo wir es mit einer sehr einfachen Form zu tun haben, den Wert 10 L. : Br. (10mal

[1]) Legende zu den Figuren siehe p. 437.

Länge, dividiert durch die Breite) betrachten dürfen. Dieser Längenbreitenindex, berechnet aus den Messungen mit dem Millimetermaßstab, ergibt folgende Variationskurve:

10 L. : Br.	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Frequenz:	9	31	71	89	118	150	262	137	72	43	11	6	1

Figur 2 zeigt die eingipfelige Variationskurve in graphischer Darstellung; als Kurvenkonstanten ergeben sich: $M = 19{,}344 \pm 0{,}066$ $\sigma = \pm\ 2{,}098$ $v = 10{,}9$ $S = -0{,}299$ $E = -\ 0{,}258$.

Also eine Kurve mit einem deutlichen negativen Exzeß und einer Andeutung von Schiefheit nach links.

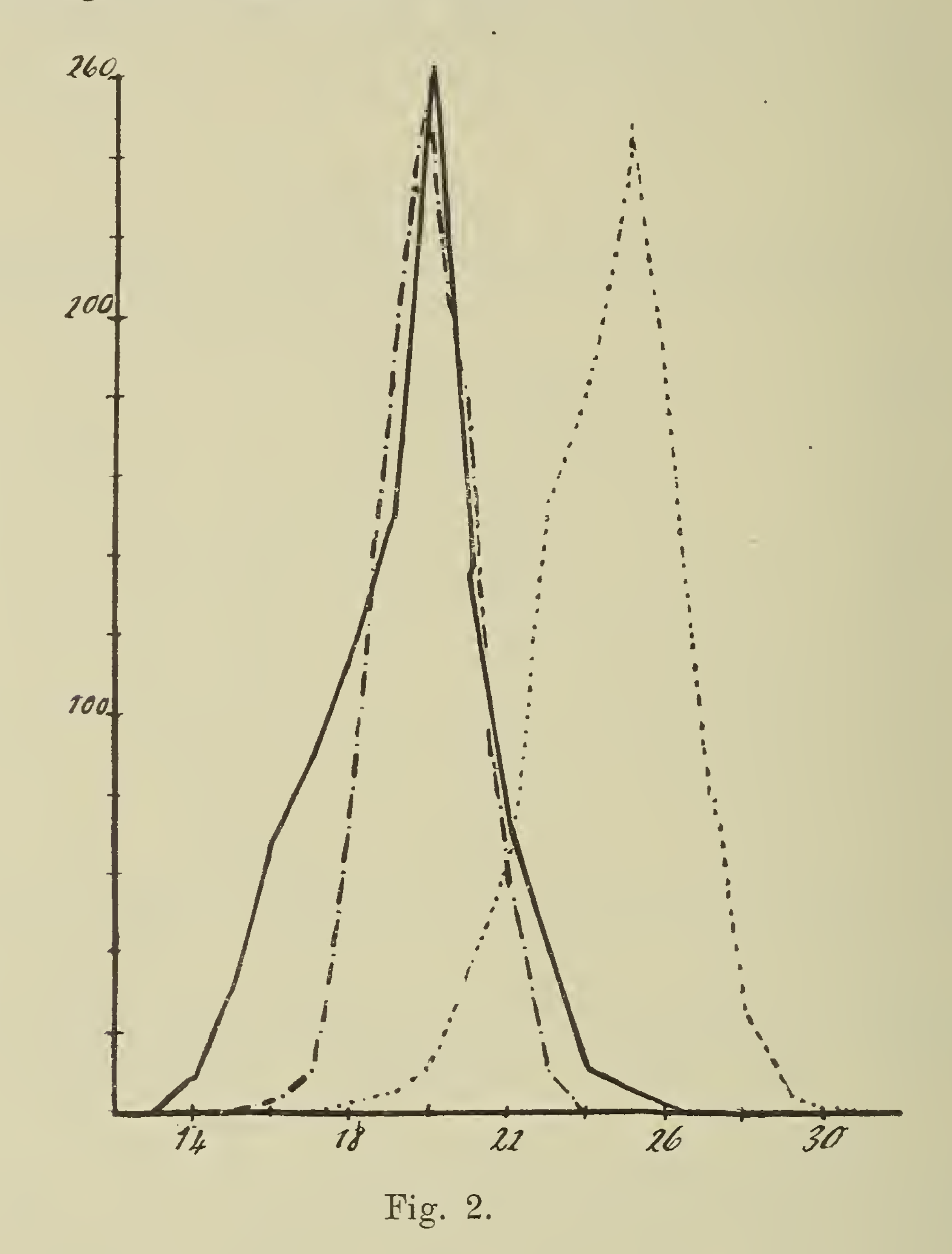


Fig. 2.

Vergleichen wir auch hier die ersten 500 Blätter mit den zweiten:

	M	m	σ	v
I. 500	19,470	$\pm$ 0,089	$\pm$ 1,984	10,2
II. 500	19,218	$\pm$ 0,098	$\pm$ 2,199	11,4
Differenz:	0,252	$\pm$ 0,132		

Die tatsächliche Differenz erreicht also hier nicht ganz das Doppelte des mittleren Fehlers derselben.

Zur exakten Charakterisierung der Variation der Form des Blattes genügt aber die bloße Berücksichtigung der Variation von

10 L. : Br. nicht, wie aus folgenden Berechnungen hervorgeht. Wir bestimmen den Mittelwert von 10 L. : Br. für die verschieden langen Blätter, und zwar, um genügend große Zahlen zu erhalten, in Klassen von 1 cm (also in Doppelklassen unseres Halbzentimeter-Maßstabes).

Für diese Änderung von 10 L. : Br. mit zunehmender Länge erhalten wir folgende Zahlen:

L. in cm/2	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14.
L. : Br.	16,5	17,9	19,2	20,3	20.5	20,1

(Graph. Darstellung in Figur 3.)

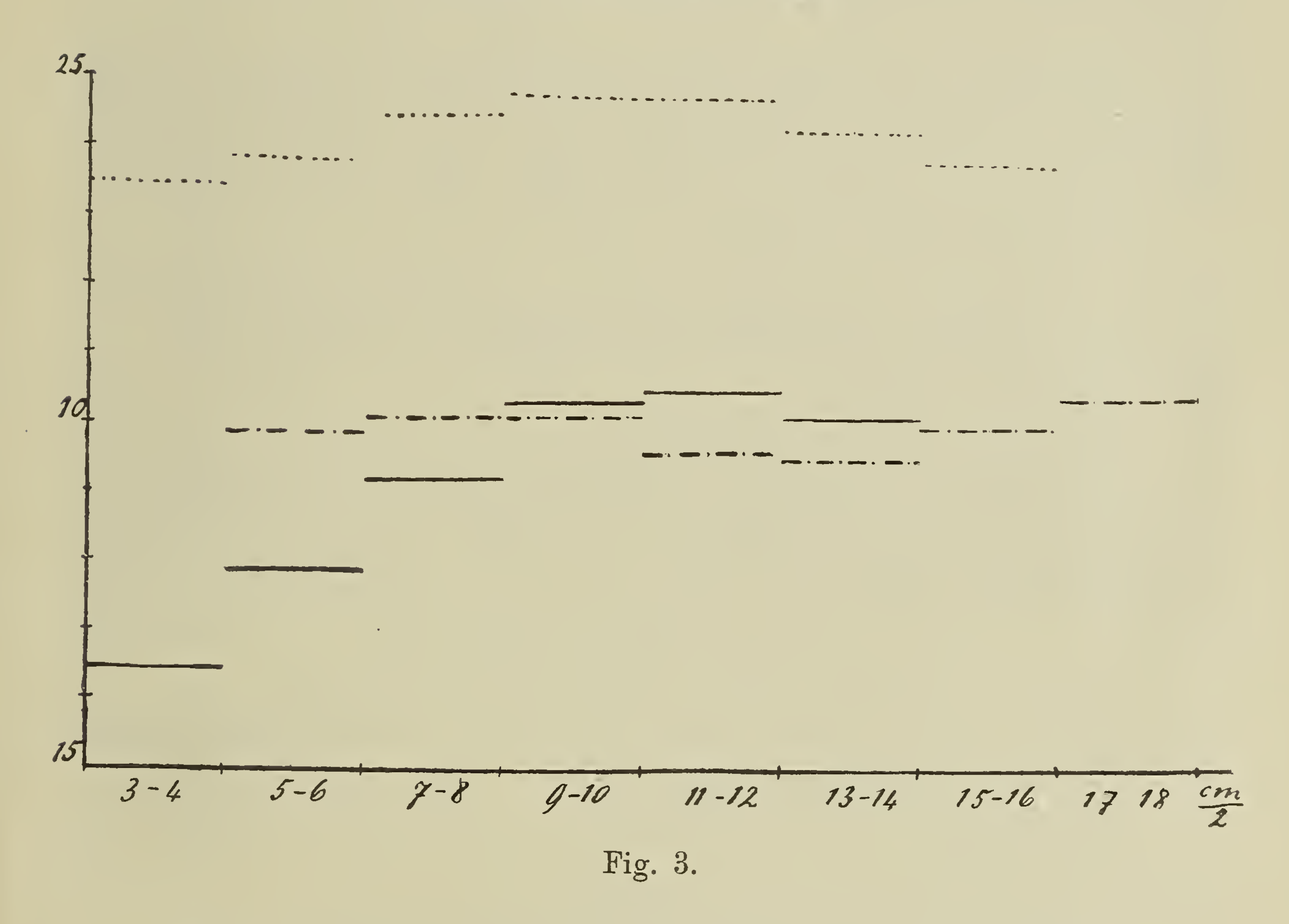


Fig. 3.

Mit der Blattlänge wächst also auch der Längenbreitenindex; d. h., die großen Blätter sind relativ schmäler als die kleinen; doch sind die allergrößten wieder etwas breiter. Daraus erklärt sich ohne weiteres das negative S in unserer 10 L. : Br.-Kurve.

Ferner folgt für zukünftige Vergleichungen verschiedener Sträucher und Jahrgänge, daß die bloße Vergleichung der Werte der 10 L. : Br.-Kurve nur Näherungsresultate ergibt, solange man die Verschiedenheit der Länge nicht eingehend berücksichtigt.

Endlich sei noch angeführt der Korrelationscoëfficient (v), berechnet nach der Bravaisschen Formel (siehe Johannsen):

$$v = + 0{,}939.$$

Also ein sehr hoher Wert.

b) **Seitenblättchen:** Korrelationstabelle in cm/₂-Klassen.

cm/2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Breite
1	2	15	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
2	—	3	53	57	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	125
3	—	—	—	48	87	53	22	1	—	—	—	—	—	—	211
4	—	—	—	—	7	70	120	114	31	—	—	—	—	—	342
5	—	—	—	—	—	1	5	46	98	61	6	—	—	—	217
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	36	14	2	—	62
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	15	4	2	22
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
Länge	2	18	56	105	106	124	147	161	129	71	43	29	7	2	1000

Auch hier ist die Kurve für die Länge eingipfelig (8 $cm/_2$), aber mit einer einen zweiten Gipfel andeutenden scharfen Knickung auf 4 $cm/_2$. Hier kommt also die durch den großen negativen Exzeß angedeutete Zweigipfeligkeit auch direkt zum Ausdruck.

Konstanten der L.-Kurve:
$M = 7{,}028 \pm 0{,}077\,cm/_2 = 35{,}140 \pm 0{,}385$ mm. $\sigma = \pm 2{,}447\,cm/_2 = \pm 12{,}235$ mm. $v = 34{,}9$. $S = \pm 0{,}153$. $E = -0{,}513$.

Die Kurve für die Breite ist ebenfalls eingipfelig mit nur sehr kleinen S v E.

Konstanten der Br.-Kurve:
$M = 3{,}890 \pm 0{,}039\,cm/_2 = 19{,}450 \pm 0{,}195$ mm. $\sigma = \pm 1{,}248\,cm/_2 = \pm 6{,}240$ mm. $v = 32{,}0$. $S = + 0{,}018$. $E = -0{,}123$.

Auch hier mögen die Differenzen der 1. und 2. 500-Messungen angeführt sein:

L. I.—II. 500 $0{,}640 \pm 0{,}153$ $cm/_2$,
Br. I.—II. 500 $0{,}264 \pm 0{,}079$ $cm/_2$;

also das 4,2, bezw. 3,4 des mittleren Fehlers der Differenz erreicht auch hier die tatsächliche Differenz.

Für die Variation des Längenbreitenindexes erhalten wir folgende Zahlen:

10 L. : Br.	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Frequenz:	3	26	92	126	148	217	177	122	60	27	2

$M = 17{,}924 \pm 0{,}060$ $\sigma = \pm 1{,}911$. $v = 10{,}7$. $S = -0{,}069$. $E = -0{,}51$.

Die Differenz zwischen den beiden 500-Messungen ergab:

I.—II. 500 $0{,}416 \pm 0{,}102$.

Die tatsächliche Differenz also etwas mehr als das 4fache des mittleren Fehlers.

Die Veränderung von 10 L. : Br. mit wachsendem L. drückt sich in folgenden Zahlen aus:

L.	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12 cm/2
10 L. : Br.	16,8	17,1	18,5	19,0	18,4.

Also wiederum ein langsames Ansteigen des Wertes 10 L. : Br. und zuletzt nochmals ein Abfallen.

Korrelationscoëfficient $v = + 0{,}932$.

c) **Vergleichung der Endblättchen mit den Seitenblättchen.** Diese Vergleichung soll auf die Hauptpunkte beschränkt sein. Wir konstatieren folgende Differenzen von Endbl.-Seitenbl.:

Länge: 8,531 — 7,028 = 1,503 ± 0,118 cm/₂.
Breite: 4,372 — 3,890 = 1,482 ± 0,057 cm/₂.

Die Differenzen erreichen also das 13- bezw. 26-fache ihrer mittleren Fehler, sind somit sicher reell.

Die Endblättchen sind absolut größer als die Seitenblättchen; das ist die exakte Konstatierung einer Tatsache, die der Augenschein ohne weiteres lehrt.

Wichtiger ist die Differenz der Längen-Breitenindices; wir erhalten: Endbl.-Seitenbl. = 19,344 — 17,924 = 1,420 ± 0,089, d. h. die tatsächliche Differenz erreicht auch hier das 16 fache ihres mittleren Fehlers, während wir oben bei Vergleichung der beiden 500-Messungen für die Endblättchen kaum das Doppelte, für die Seitenblättchen allerdings das vierfache des Fehlers als wirkliche Differenz erhielten.

Somit erhalten wir: Im Mittel sind die Seitenblättchen breiter als die Endblättchen.

Nun ist aber zu berücksichtigen, daß wir überhaupt die kürzeren Blättchen breiter fanden als die längeren; es wäre also möglich, daß unsere gefundene Differenz herrührte von der Größendifferenz von End- und Seitenblättchen. Stellen wir aber die beiden Reihen für die Veränderung des 10 L. : Br. mit wachsendem L. einander gegenüber, so ergibt sich, daß mit Ausnahme der Klasse 3—4 cm/₂, also der allerkleinsten Blättchen, die Zahlen für die Seitenblättchen konstant unter denen für die Endblättchen bleiben:

L.	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14 cm/₂
10 L. : Br.						
Endbl.	16,5	17,9	19,2	20,3	20,5	20,1
Seitenbl.	16,8	17,1	18,5	19,0	18,4	—

Strauch II.

Nach den etwas einläßlicheren Ausführungen zu allen Zahlen von Strauch I genügt hier im allgemeinen die Aufführung des Zahlenmaterials mit gelegentlichen kurzen Bemerkungen:

cm/₂	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Breite Total
1	1	15	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
2	—	2	31	46	41	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	124
3	—	—	—	4	56	82	65	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	237
4	—	—	—	—	—	—	14	58	119	93	7	1	—	—	—	—	—	—	—	292
5	—	—	—	—	—	—	—	—	3	45	96	36	12	1	—	—	—	—	—	193
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	18	33	25	5	2	—	—	—	86
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	9	14	6	1	1	—	34
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	3	—	8
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Total Länge	1	17	40	50	97	86	79	88	122	138	106	55	48	35	19	9	5	4	1	1000

Länge: $M = 9{,}636 \pm 0{,}104$ cm/₂ $= 45{,}180 \pm 0{,}520$ mm. $\sigma = \pm 3{,}277$ cm/₂ $= \pm 16{,}385$ mm. $v = 34{,}0$. $S = + 0{,}11$. $E = - 0{,}42$.

Hier entspricht nun dem großen negativen E auch eine deutliche Zweigifligkeit der Kurve. (Fig. 1.)

I. 500—II. 500 $M = 9{,}618 - 9{,}654 = - 0{,}036 \pm 0{,}182$ cm/₂.

Breite: $M = 3{,}944 \pm 0{,}044$ cm/₂ $= 19{,}720 \pm 0{,}220$ mm. $\sigma = \pm 1{,}396$ cm/₂ $= \pm 4{,}980$ mm. $v = 35{,}4$. $S = + 0{,}298$. $E = - 0{,}006$.

I. 500—II. 500 $M = 3{,}860 - 3{,}996 = 0{,}136 \pm 0{,}086$ cm/₂.

10 L. : Br.: Aus der Millimeter-Tabelle berechnen wir folgende Zahlenreihe:

10 L. : Br.:	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Frequenz:	3	6	13	36	65	157	189	250	169	80	25	5	2	(Fig. 2)

$M = 24{,}470 \pm 0{,}057$. $\sigma = \pm 1{,}798$. $v = 7{,}35$. $S = - 0{,}36$. $E = + 0{,}48$.

I. 500—II. 500 $M = 0{,}696 \pm 0{,}111$.

Die Differenz erreicht also hier mit sechsmal m einen recht großen Wert.

Veränderung des 10 L. : Br. mit wachsendem L.:

L.	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16 cm/₂	
10 L. : Br.	23,5	23,9	24,5	24,8	24,8	24,4	23,9	(Fig. 3.)

Korrelationscoëfficient: $v = + 0{,}92$.

b) **Seitenblättchen**: Korrelationstabelle.

cm/₂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Total-Breite
1	3	15	36	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	56
2	—	—	21	74	67	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	169
3	—	—	—	4	48	90	78	27	—	—	—	—	—	—	—	—	247
4	—	—	—	—	—	1	14	112	124	45	4	—	—	—	—	—	300
5	—	—	—	—	—	—	—	—	7	69	63	12	—	—	—	—	151
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	26	25	5	—	—	57
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	7	5	2	16
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	4
Total-Länge	3	15	57	80	115	98	92	139	131	114	68	38	27	12	6	5	1000

Länge: $M = 7{,}655 \pm 0{,}091$ cm/₂ $= 38{,}275 \pm 0{,}455$ mm. $\sigma = \pm 2{,}884$ cm/₂ $= \pm 14{,}420$ mm. $v = 37{,}6$. $S = - 0{,}07$. $E = - 0{,}43$.

I. 500—II. 500 $M = 7{,}708 - 7{,}602 = 0{,}106 \pm 0{,}182$ cm/₂.

Breite: $M = 3{,}576 \pm 0{,}043$ cm/₂ $= 17{,}880 \pm 0{,}215$ mm. $\sigma = \pm 1{,}354$ cm/₂ $= \pm 6{,}770$ mm. $v = 37{,}8$. $S = 0{,}24$. $E = - 0{,}07$.

I. 500—II. 500 $= 3{,}548 - 3{,}604 = - 0{,}056 \pm 0{,}089$ cm/₂.

10 L. : Br.: Gefundene Zahlenreihe:

10 L. : Br.:	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Frequenz:	1	4	4	15	34	68	137	259	242	158	58	13	7

$M = 21{,}333 \pm 0{,}054$. $\sigma = \pm 1{,}707$. $v = 8{,}01$. $S = 0{,}35$. $E = + 0{,}93$.

I. 500—II. 500 21,674—20,996 = 0,678 ± 0,105.

Also die tatsächliche Differenz wiederum mehr als das 6fache des mittleren Fehlers.

Veränderung von 10 L. : Br. mit wachsendem L.:

L.:	3–4	5—6	7—8	9–10	11—12	13—14
L. : Br.:	20	20,8	21,8	22,1	21,7	21,4

Korrelationscoëfficient: $v = + 0{,}932$.

c) Vergleichung der Endblättchen mit den Seitenblättchen.

	Differenzen der Mittelwerte:	Endbl.-Seitenbl.
L.:	9,636 — 7,655	= + 1,981 ± 0,138
Br.:	3,944 — 3,576	= + 0,368 ± 0,063
10 L. : Br.:	24,470 — 21,333	= + 3,137 ± 0,078

Die tatsächliche Differenz bei 10 L. : Br. erreicht also hier das vierzigfache ihres mittleren Fehlers.

Eine Vergleichung der beiden Zahlenreihen für die Änderung von 10 L. : Br. mit wachsendem L. ergibt, daß die Seitenblättchen auf der ganzen Linie breiter sind als die Endblättchen.

Strauch III.

Die Messungen an Strauch I—II stammen vom Jahre 1908. Beides sind unmittelbar über dem Boden sich verzweigende Sträucher, nahe beieinander im Gebüsch des Gartens stehend. Zur Kontrolle der Resultate dieser Messungen wurde sodann im Jahre 1909 noch ein dritter Strauch untersucht, der als Bäumchen mit kugeliger Krone gezogen in einem anderen Teil des Gartens stand. Leider konnten nur 750 Blätter gemessen werden.

a) **Endblättchen:** Korrelationstabelle.

cm/2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Total-Breite
1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
2	6	13	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34
3	—	—	22	49	34	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	109
4	—	—	—	3	27	91	20	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	142
5	—	—	—	—	—	5	18	14	8	2	—	—	—	—	—	—	—	47
6	—	—	—	—	—	—	—	1	16	23	11	1	—	—	—	—	—	52
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	21	49	42	17	—	—	—	130
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	53	85	42	6	—	197
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	12	16	1	33
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	5
Total-L.	7	13	37	52	61	100	38	16	24	26	32	61	95	106	54	25	3	750

Länge: Die Kurve (Fig. 1) ist durch einen sehr tiefen Einschnitt bei 10 in zwei fast gleichwertige Hälften geteilt. Leider war es mir, da die Zusammenstellung der bei den Messungen ge-

fundenen Zahlen erst stattfinden konnte, als die Bäume bereits entlaubt waren, nicht mehr möglich, der Ursache dieser viel stärker als bei Strauch I und II ausgebildeten Zweigifligkeit nachzugehen. Ich vermute, diese Ursache liegt darin, daß die Scheidung zwischen Lang- und Kurztrieben an diesem stärker unter der Scheere gehaltenen Bäumchen eine viel schärfere ist als bei den beiden Sträuchern. Die langen Blätter gehören wahrscheinlich den Langtrieben, die kurzen den Kurztrieben an.

$M = 11{,}588 \pm 0{,}156$ cm/₂ $= 57{,}940 \pm 0{,}780$ mm. $\sigma = \pm 4{,}277$ cm/₂ $= \pm 21{,}385$ mm. $v = 36{,}87$. $S = -0{,}184$. $E = -1{,}41$.

Breite: Die Kurve ist ebenfalls zweiteilig. $M = 5{,}652 \pm 0{,}078$ cm/₂ $= 28{,}260 \pm 0{,}390$ mm. $\sigma = \pm 2{,}130$ cm/₂ $= \pm 10{,}650$ mm. $v = 35{,}62$. $S = -0{,}051$. $E = -1{,}36$.

10 L. : Br.: Gefundene Zahlenreihe.

10 L. : Br.	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
Frequ.:	1	10	72	187	255	154	58	11	—	1	1	(Fig. 2)

$M = 19{,}932 \pm 0{,}045$. $\sigma = \pm 1{,}224$. $v = 6{,}2$. $S = 0{,}28$. $E = +0{,}78$.

Veränderung von 10 L. : Br. mit wachsendem L.:

L.:	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16	17—18 cm/₂
10 L. : Br.:	19,9	20,1	20,1	19,6	19,5	20	20,4 (Fig. 3)

Die Änderung der Werte ist hier also sehr gering und weicht durch die Depression in der Mitte von den Verhältnissen von Strauch I und II vollständig ab (aber auch von dem Verhalten von Strauch III 1910, das wieder vollständig dem von I und II entspricht).

Korrelationscoëfficient $v = +0{,}979$.

b) **Seitenblättchen:** Korrelationstabelle:

cm/₂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Total Br.
1	8	12	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29
2	—	—	36	66	31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	133
3	—	—	—	7	78	47	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	134
4	—	—	—	—	—	8	15	11	6	—	—	—	—	—	—	—	40
5	—	—	—	—	—	—	—	—	17	5	—	—	—	—	—	—	22
6	—	—	—	—	—	—	—	—	5	22	38	23	6	—	—	—	94
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	100	100	34	—	—	242
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	12	32	9	1	55
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Total-L.	8	12	45	73	109	55	17	11	28	27	46	124	118	66	9	2	750

Länge: Zweigipflige Kurve:

$M = 8{,}903 \pm 0{,}147$ cm/₂ $= 44{,}515 \pm 0{,}735$ mm. $\sigma = \pm 4{,}025$ cm/₂ $= \pm 20{,}125$ mm. $v = 45{,}2$. $S = -0{,}204$. $E = -1{,}566$.

Breite: Zweigipflige Kurve:

$M = 4,899 \pm 0,082$ cm/2 $= 24,495 \pm 0,410$ mm. $\sigma = \pm 2,251$ cm/2 $= \pm 11,255$ mm. $S = -0,196$. $E = -1,85$.

10 L. : Br.: Gefundene Zahlen:

10 L. : Br.:	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Frequenz:	4	10	32	150	256	184	67	34	8	5

$M = 18,289 \pm 0,049$. $\sigma = \pm 1,356$. $S = +0,718$. $E = +1,21$.

Veränderung von 10 L. : Br. mit wachsenden L.:

L.	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16 cm/2
10 L. : Br.	18,2	18,7	18,7	18,1	17,9	18,4	18,9

c) Vergleichung von End- und Seitenblättern.

Beide L.- und Br.-Kurven sind zweigipflig.

Differenzen der Mittelwerte:

L.:	11,588 —	8,903	=	2,685 ± 0,214 cm/2
Br.:	5,652 —	4,899	=	0,753 ± 0,113 cm/2
10 L. : Br.:	19,932 —	18,289	=	1,643 ± 0,066.

Die Werte von 10 L. : Br. der Endblätter bleiben ferner für jede Längenklasse über der der Seitenblättchen.

Vergleichung der drei untersuchten Sträucher.

Auf die Frage, die den Untersuchungen dieses ersten Abschnittes zugrunde liegt: Wie variiert die Blattspreite eines Strauches?, erhalten wir erst eine Antwort, wenn wir die Resultate der Untersuchung mehrerer Sträucher miteinander vergleichen; denn das einzelne Resultat kann ein Zufallsresultat sein. Um alle Zufälligkeiten vollständig auszuschalten, genügt allerdings die getrennte Untersuchung dreier Sträucher auch noch nicht; doch hat das, was wir bei allen dreien übereinstimmend finden, schon einen ordentlichen Grad der Wahrscheinlichkeit.

Die Resultate sollen ja zudem nur vorläufige sein, die durch die Untersuchungen der folgenden Kapitel ergänzt und eventuell rektifiziert werden.

Wir beschränken unsere Vergleichung auf das Verhalten der Länge und des Längenbreitenindexes der Endblättchen, sowie auf die Differenzen dieser Werte zwischen End- und Seitenblättchen.

a) **Länge der Blättchen**: Die Variation ist in Figur 1 graphisch dargestellt; als Konstanten fanden wir:

	M	m	σ	v	S	E
I.	8,531	± 0,090 cm/2	± 2,848 cm/2	33,5	— 0,04	— 0,62
II.	9,636	± 0,104 „	± 3,277 „	34,0	— 0,11	— 0,42
III.	11,588	± 0,156 „	± 4,277 „	36,9	— 0,18	— 1,41

Wir konstatieren zunächst an den Kurven, daß von I bis III eine Verschiebung nach rechts erfolgt; dies drückt sich auch deutlich aus in den Mittelwerten.

Als deren Differenzen erhalten wir:

I—II = — 1,105 ± 0,137 cm/$_2$; II—III = — 1,952 ± 0,187 cm/$_2$; I—III = — 3,057 ± 0,180.

Diese Differenzen sind sämtlich reell, denn sie liegen alle zwischen dem 8- und 17fachen des mittleren Fehlers der Differenz, während wir oben als Maximum der Differenz zweier 500-Messungen das 4,6fache des Fehlers erhalten haben. Wir haben also drei durch die Länge ihrer Blättchen streng unterschiedene Stöcke untersucht. Das ist insofern für uns wertvoll, weil, was wir unter diesen Umständen für alle drei übereinstimmend finden, mit umso größerer Berechtigung als wahrscheinlich allgemein giltig betrachtet werden kann, als wenn wir drei Stöcke mit gleichgroßen Blättern untersucht hätten.

σ, v und S, die zur Charakterisierung der Kurve wichtig sind, spielen für uns bei dieser Vergleichung keine wichtige Rolle. Immerhin möchte ich darauf aufmerksam machen, ein wie guter Ausdruck für die „Variationsbreite" σ ist; was das Kurvenbild zeigt, daß von I—III die außerhalb der mittleren Klassen liegenden Varianten verhältnismäßig immer zahlreicher werden, wird durch σ zahlenmäßig faßbar ausgedrückt.

Am wichtigstens ist für uns außer M der Wert von E. Der Exzeß erreicht überall einen großen negativen Wert. Das Kurvenbild III zeigt eine durch einen tiefen Einschnitt getrennte zweigipfelige Kurve, entsprechend dem E = — 1,41. Bei II ist die Zweigipfeligkeit bei einem um ein Drittel so großen negativen E auch im Kurvenbild noch deutlich ausgeprägt. Bei I aber haben wir dem Anschein nach eine eingipfelige Kurve. Das E = — 0,6 sagt uns aber sofort, daß die mittleren „Abweicher" in zu großer Zahl vorhanden sind (und zwar aus dem minimalen S zu schließen auf beiden Seiten des Mittelwertes), so daß wir auch hier auf eine versteckte Zweigipflichkeit schließen müssen.

Wir kommen also zum Schluß: an jedem der drei Sträucher gibt es je zwei Typen von Blättern, längere und kürzere, deren Länge je um einen Schwerpunkt variiert. Es besteht demnach bei *Cytisus Laburnum* wahrscheinlich allgemein Heterophyllie.

(Wie sich die beiden Blattypen auf den Strauch verteilen, wurde nicht weiter untersucht: ich vermute eine Scheidung nach Lang- und Kurztrieben.)

b) **Längenbreitenindex.** Figur 2 gibt die graphische Darstellung der Variation des 10 L. : Br. Als Konstanten fanden wir für diese Kurven:

	M	m	σ	v	S	E
I.	19,344	± 0,066	± 2,098	10,9	— 0,30	— 0,26
II.	24,470	± 0,057	± 1,798	7,35	— 0,36	+ 0,48
III.	19,932	± 0,045	± 1,224	6,2	+ 0,28	+ 0,78

Alle drei Kurven sind eingipflig; die Gipfel von I und III fallen zusammen; während der von II stark nach rechts verschoben ist. Die Mittelwerte und ihre Differenzen geben dieser

Tatsache ihren klaren zahlenmäßigen Ausdruck. Wir erhalten an Differenzen: I—II = $-5{,}126 \pm 0{,}087$; II—III = $+4{,}438 \pm 0{,}072$; I—III = $-0{,}688 \pm 0{,}080$.

Für I—II und II—III somit Werte, die das 50fache des mittleren Fehlers erreichen; für I—III aber nur das 8½fache. Diese letzte Differenz ist zwar vielleicht auch noch reell, denn sie überschreitet die oben für je zwei 500 Messungen (Maximum das sechsfache des mittleren Fehlers) gefundene noch ziemlich stark; doch zeigt ein Blick auf die Kurve, daß sie in der Hauptsache einseitig bedingt ist durch stärkeres Hervortreten der kleineren Werte, was parallel geht mit dem kleineren Mittelwert von L.

Dagegen ist natürlich kein Zweifel, daß die andere Differenz reell ist; so daß wir also nach der Form der Blattspreiten zwei Typen unterscheiden können: I und III sind breitblätterig, II ist schmalblätterig.

Die Werte σ, v, S und E sagen uns bei dieser Vergleichung nicht viel; aufmerksam gemacht sei aber auch hier darauf, wie scharf σ und v den Unterschied zwischen den beiden Kurven I und II kennzeichnen.

Wichtig ist ferner: die Änderung von 10 L. : Br. mit wachsendem L. Wir fanden dafür folgende Zahlen:

	L.	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16	17—18 cm/2
10 L. : Br.:	I.	16,5	17,9	19,2	20,3	20,5	20,1		
	II.	23,5	23,9	24,5	24,8	24,8	24,4	23,9	
	III.	—	19,9	20,1	20,1	19,6	19,5	20	20,4

Die graphische Darstellung (Fig. 3) gibt auf einen Blick ein klares Bild. Wir finden für die beiden im Mittelwert von 10 L. : Br. am weitesten auseinandergehenden Typen I und II, daß der Unterschied auf der ganzen Linie besteht. Ferner konstatieren wir in beiden Fällen zunächst ein Ansteigen des Wertes bis zu einem Maximum; dann einen Rückgang. III. weicht aber vom Schema vollständig ab; hier liegen die kleinsten Werte in der Mitte. Wenn wir aber hier, wo wir das wegen der tiefen Einschnitte in der L.-Kurve gut können, die beiden Blattypen unterscheiden, so konstatieren wir wenigstens für jeden Blattypus kurze und lange Spreiten, ein Ansteigen des Wertes von 10 L. : Br. mit wachsendem L., so daß also das Verhalten von III doch nicht so ganz im Widerspruch steht zu dem von I und II. Mit der Einschränkung, daß wir jeweils nur einen Blattypus berücksichtigen, bleibt der Satz richtig, daß mit wachsendem L. die Blätter relativ schmäler werden. Für unsere folgenden vergleichenden Untersuchungen ist aber auch das ganz allgemeine Resultat wichtig, daß der Wert 10 L. : Br. überhaupt eine vom Wert von L. abhängige Variable ist. Wenn wir also exakte Resultate erhalten wollen, dürfen wir nur Blätter gleicher Länge miteinander in Bezug auf 10 L. : Br. vergleichen.

c) **Das Verhältnis von Endblättchen zu Seitenblättchen.** Wir beschränken uns auf die Konstatierung folgender Punkte:

Die Längenunterschiede: Die Differenz der Endblättchen-Seitenblätten beträgt für: I = 1,503; II = 1,981; III = 2,685 $cm/_2$ ist also überall positiv, d. h. die Seitenblättchen sind überall kürzer als die Endblättchen. Direkt vergleichbar sind aber die absoluten Differenzen nicht, wir brauchen dafür relative Zahlen. Setzen wir die Länge der Endblättchen gleich 100 und berechnen die Größe der Differenz für diese Länge, so erhalten wir: I = 18,8; II = 20,6; III = 23,1. Mit Worten: Je länger im Mittel die Blättchen, um so größer die Differenz zwischen End- und Seitenblättchen.

Zu einem ganz ähnlichen Resultat kommen wir bei der Vergleichung der Werte von 10 L. : Br. Die Differenzen Endblättchen-Seitenblättchen sind ebenfalls alle positiv mit folgenden absoluten und relativen (10 L. : Br. der Endblättchen = 100) Werten.

I = 1,420; II = 3,137; III = 1,643 resp. I = 7,3; II = 12,8; III = 8,2. Also auch hier, je größer der Mittelwert von 10 L. : Br. bei den Endblättchen, um so größer die Differenz desselben zwischen End- und Seitenblättchen, oder anders ausgedrückt: Je schmäler die Endblättchen, um so breiter sind verhältnismäßig die Seitenblättchen.

II. Das Verhalten der Blattspreite einzelner Sträucher in aufeinanderfolgenden Jahren.

Nachdem wir festgestellt haben, daß die Blattspreiten in dieser oder jener Beziehung für den einzelnen Strauch charakteristisch sind, wenn man den gleichen Jahrgang untersucht, erhebt sich zunächst die Frage: Bleiben die Unterschiede bestehen in den folgenden Jahren? Damit ist gleichzeitig die andere Frage gestellt: Erhält sich der Typus der Blattspreite an einem bestimmten Stock durch die Jahre hindurch? (In früheren Arbeiten[1]) habe ich für den Verlauf des Blühens bei *Acer platanoides* und für die Form der Früchte von *Acer pseudoplatanus* nachgewiesen, daß individuelle Eigentümlichkeiten der einzelnen Bäume im folgenden Jahre wieder auftreten.) Werden diese beiden Fragen mit ja beantwortet, so ist es wahrscheinlich, daß wir es mit genotypisch verschiedenen Individuen zu tun haben, im andern Fall wird es sich dagegen nur um verschiedene Phaenotypen handeln.

Es wurden also im Jahre 1909 von den Stöcken I und II und im Jahre 1910 von allen dreien je wieder 500 Blättchen gemessen, wobei ich allerdings im Jahre 1910 nur noch bei Strauch I auch die Seitenblättchen ausmaß.

Ich gebe nun im Folgenden zunächst je die gefundenen Zahlen pro 1909 und 1910, schließe daran für jeden einzelnen Stock die

---

[1]) Vogler, Der Verlauf des Blühens von *Acer platanoides* L. im Stadtpark St. Gallen. (Jahrbuch der St. Gall. Naturwiss. Gesellschaft pro 1905. St. Gallen 1906. p. 311—42). Vogler, Die Variabilität der Früchte von *Acer pseudoplatanus* L. in der Ostschweiz. (Ebenda. St. Gallen 1907.)

Vergleichung der drei Jahrgänge, und endlich ist noch zu vergleichen das Verhalten der drei Stöcke in den drei Jahren. Auf Übereinstimmungen und Abweichungen von den Resultaten des ersten Kapitels sei bei Gelegenheit hingewiesen.

Strauch I.

a) **Endblättchen.** Korrelationstabelle für 1909 (obere Zahlen) und 1910 (untere Zahlen).

cm/2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Total-Br.
2	4	13	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26
	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
3	—	4	24	20	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	64
	—	17	17	8	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	47
4	—	—	—	9	14	38	22	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	85
	—	—	14	34	26	16	10	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	102
5	—	—	—	—	1	9	21	43	26	6	—	—	—	—	—	—	—	—	106
	—	—	—	1	13	27	28	23	20	1	—	—	—	—	—	—	—	—	113
6	—	—	—	—	—	—	4	6	37	51	22	4	1	—	-	—	—	—	125
	—	—	—	—	—	2	11	32	34	33	15	1	1	—	—	—	—	—	129
7	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	18	29	11	1	—	—	—	—	66
	—	—	—	—	—	—	—	—	4	9	23	29	12	4	—	—	—	—	81
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	8	7	1	—	—	—	21
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	9	2	—	—	—	18
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	2	—	—	7
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	3
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	2
Total-L.	4	17	33	29	31	47	47	51	65	62	40	38	20	11	3	2	—	—	500
	3	19	31	43	44	45	49	57	58	43	38	30	20	13	4	2	—	1	500

Länge: Graphische Darstellung Figur 4.

Vergleichende Zusammenstellung der Kurvenkonstanten:

	M	m	σ	v	S	E
1908	8,531	± 0,090 cm/2	± 2,848 cm/2	33,5	— 0,041	— 0,624
1909	10,038	± 0,142 „	± 3,183 „	31,8	— 0,115	— 0,65
1910	9,754	± 0,142 „	± 3,270 „	33,4	+ 0,157	— 0,59

Ein Blick auf die Figur wie auf diese Zahlen zeigt, daß die Form der Kurven in den 3 Jahren sich ähnlich bleibt, die Zweigipfligkeit ist 1909 am deutlichsten; der negative Exzeß ist aber alle drei Jahre groß. σ und v bleiben durch alle drei Jahre von der gleichen Größenordnung.

Besonders zu beachten sind die Differenzen im Mittelwert: 1908—1909 = — 1,507 ± 0,168 cm/2.

Diese Differenz erreicht beinahe das 10fache ihres mittleren Fehlers, ist also wahrscheinlich reell. Der Strauch trug also 1909 im Mittel wesentlich längere Blättchen als 1908.

1909—1910 = + 0,284 ± 0,201 cm/2, also eine positive Differenz, die aber nicht wesentlich über den mittleren Fehler

hinausgeht, so daß also der Jahrgang 1910 keine sichere Verschiebung gegen 1909 aufweist.

Breite: Ich begnüge mich mit der Angabe der Konstanten, die das gleiche Bild zeigen wie bei L.

	M	m	σ	v	S	E
1908	4,372	± 0,042 cm/2	± 1,326 cm/2	30,3	— 0,019	+ 0,096
1909	5,114	± 0,071 „	± 1,586 „	31,0	— 0,006	— 0,547
1910	5,312	± 0,063 „	± 1,414 „	26,7	+ 0,10	— 0,30

Differenzen bei M:

1908 – 1909 = — 0,742 ± 0,082 cm/2

1909—1910 = — 0,198 ± 0,095 cm/2

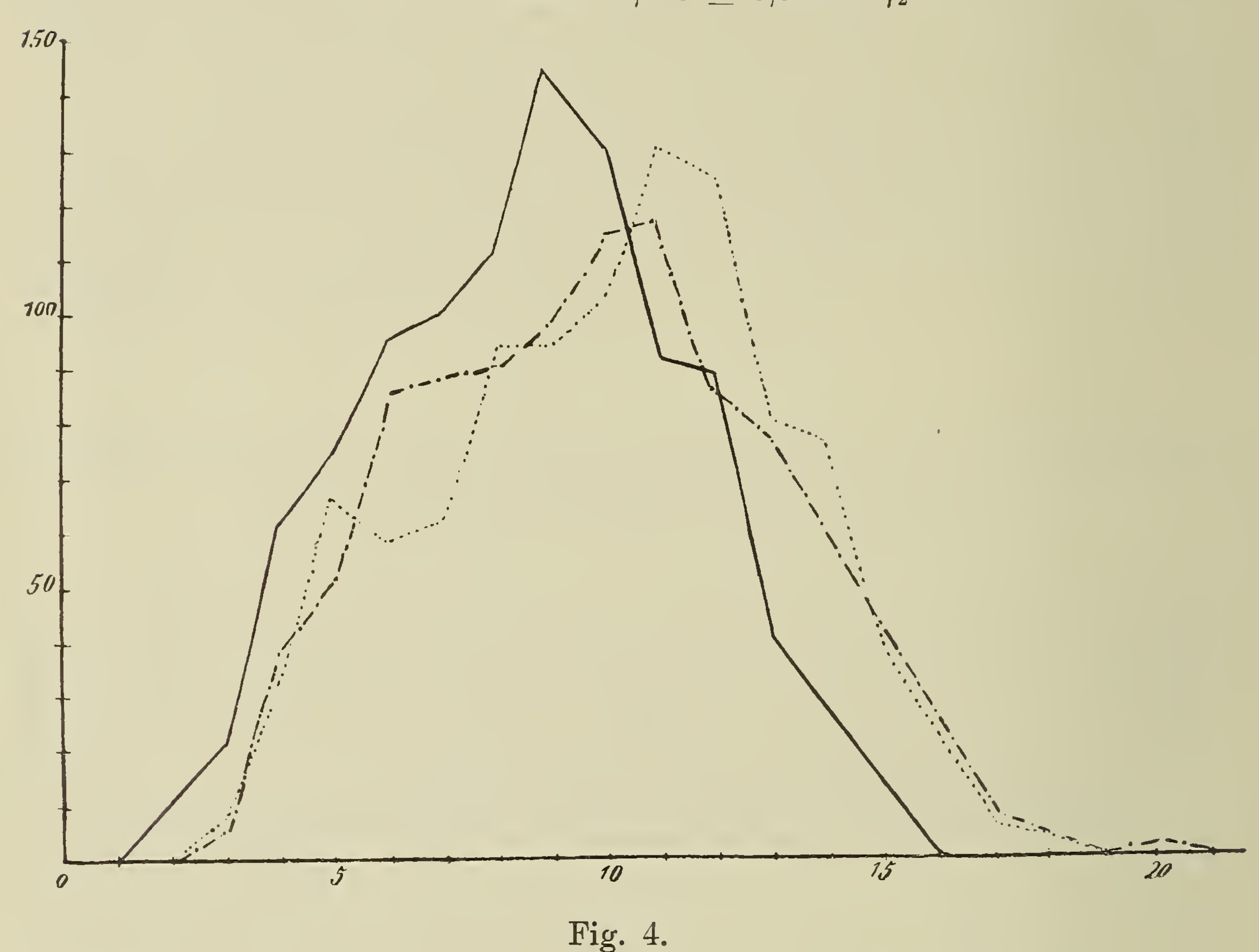


Fig. 4.

Dabei ist immerhin erwähnenswert, daß die Differenz 1909–1910, wenn auch klein, so doch negativ ist, gegenüber der positiven bei der Länge.

Längenbreitenindex: Die gefundenen Zahlen per 1909 und 1910 sind:

10 L. : Br.:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1909:	—	3	9	21	21	25	118	179	68	34	16	5	1
1910:	5	26	45	55	86	59	62	83	54	19	6	—	—

Figur 5 zeigt die drei Jahreskurven in graphischer Darstellung; die folgende Tabelle gibt die Konstanten der drei Kurven:

	M	m	σ	v	S	E
1908	19,344	± 0,066	± 2,098	10,9	— 0,299	— 0,258
1909	19,662	± 0,077	± 1,715	8,7	— 0,915	+ 3,99
1910	18,072	± 0,102	± 2,272	12,6	+ 0,01	— 0,84

Die Kurvenbilder stimmen miteinander gar nicht überein; es besteht keine Ähnlichkeit zwischen der hochgipfligen Kurve von 1909 mit ihrem großen positiven, und der zweigipfligen von 1910 mit ihrem großen negativen Exzeß.

Wir haben oben gezeigt, daß eine Vergleichung der Mittel-

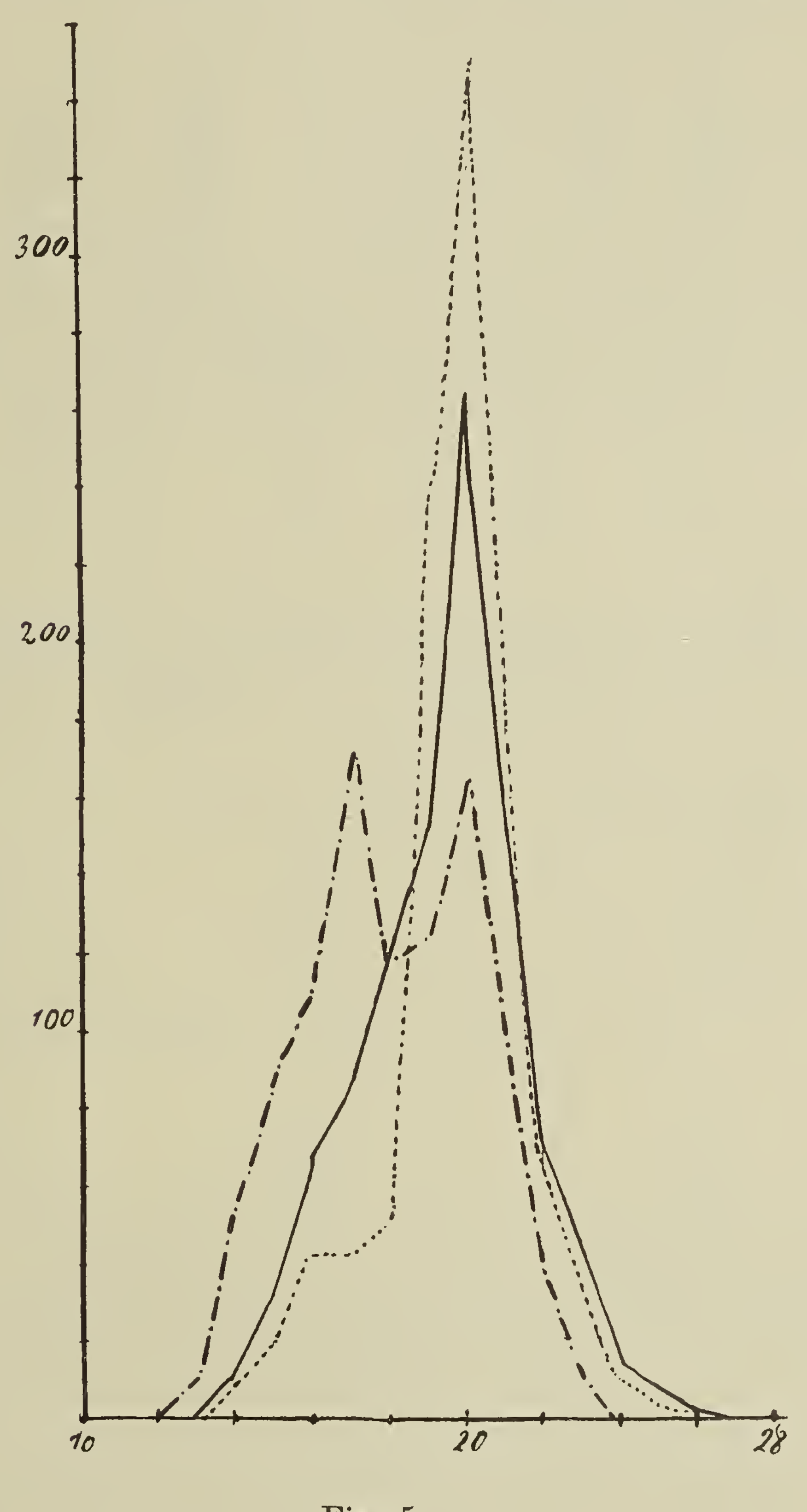


Fig. 5.

werte, ohne Berücksichtigung der Länge, nur roh angenäherte Resultate ergibt. Trotzdem seien die Differenzen hier angeführt:

1908 — 1909 = — 0,318 ± 0,101 1909 — 1910 = + 1,592 ± 0,128.

Die erste Differenz ist negativ, aber da sie nur das 3fache ihres mittleren Fehlers erreicht, kaum reell; die 1909—1910 dagegen, mit dem mehr als 12fachen ihres mittleren Fehlers, ist sicher reell. Da sie positiv ist, heißt das: Die mittlere relative Breite der Blätter ist pro 1910 größer als pro 1909.

Veränderung des 10 L.:Br. mit wachsendem L.

Diese Vergleichung ist die wichtigere, weil wir dabei das 10 L.:Br. berechnet auf gleiche L. vergleichen: Wir stellen die Zahlen der drei Jahrgänge zusammen, berücksichtigen aber nur jene Halbzentimeter-Doppelklassen, auf die wenigstens 10 %, also wenigstens 50 gemessene Blättchen entfallen:

L.	5–6	7–8	9–10	11–12	13–14 cm/2
1908	17,9	19,2	20,3	20,5	20,1
1909	19,2	19,7	20,0	19,9	19,9
1910	15,7	17,0	18,2	19,1	20,0

In Figur 6 sind die Verhältnisse graphisch dargestellt. Wir konstatieren überall das Ansteigen des Wertes nach rechts; die Erscheinung, daß die längeren Blättchen relativ schmäler sind, bleibt also durch die drei Jahrgänge hindurch bestehen. Vergleichen

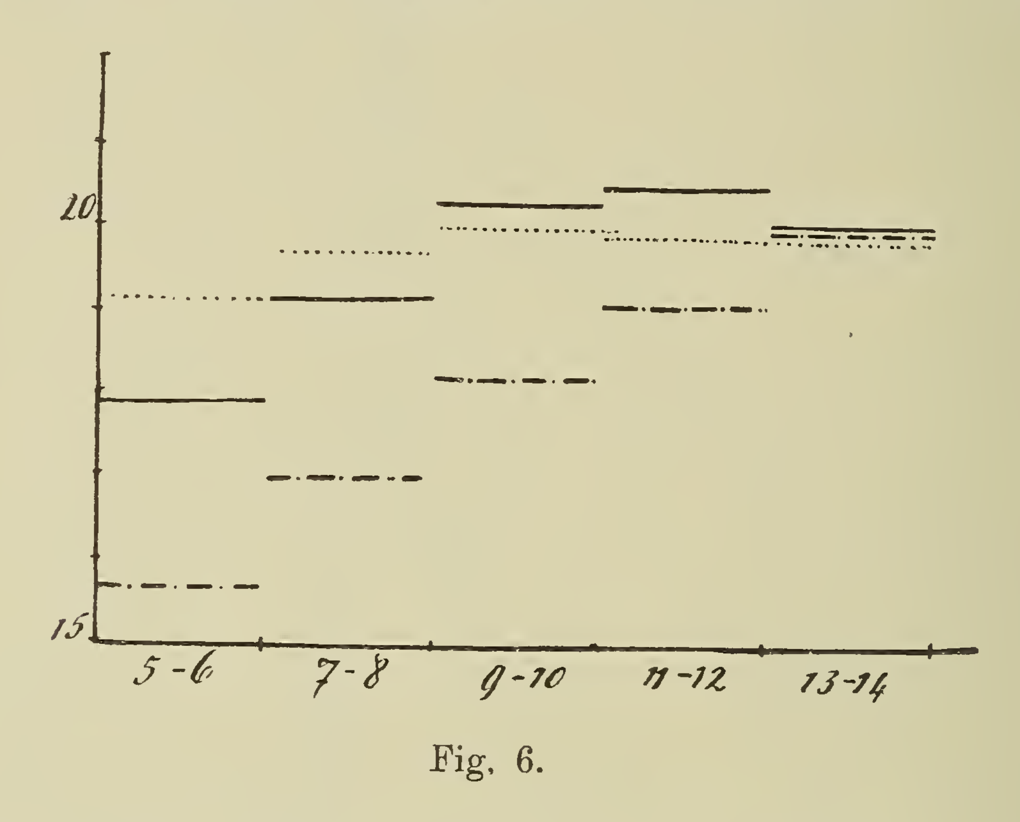


Fig. 6.

wir 1908 mit 1909, für die wir eine wahrscheinlich nicht reelle Differenz der Mittelwerte von 10 L.: Br. gefunden, so konstatieren wir in der Tat, daß sich die beiden Linien kreuzen, und gerade in deren mittleren Werten von L. so nahe beieinander sind, daß die Differenz wirklich keine reelle ist. Dagegen bleibt die Linie für 1910 in ihrem ganzen Verlauf weit unter denen für 1908 und 1909 (nur am rechten Ende kommt sie zur Berührung), so daß also wirklich alle Blätter pro 1910 breiter sind als pro 1909.

b) **Seitenblättchen.** Das Resultat weicht nicht wesentlich ab von dem der Endblättchen. Ich begnüge mich also mit der Anführung der Kurvenkonstanten:

	M	*m*		σ		*v*	*S*	*E*
Länge:								
1908	7,028	± 0,077	cm/2	± 2,447	cm/2	34,9	+ 0,15	— 0,51
1909	7,890	± 0,126	„	± 2,824	„	35,7	— 0,32	— 0,74
1910	7,834	± 0,119	„	± 2,764	„	35,4	+ 0,40	— 0,62

	M	*m*	σ	*v*	*S*	*E*
Breite:						
1908	3,890	± 0,039 cm/2	± 1,248 cm/2	32,0	+ 0,02	− 0,12
1909	4,408	± 0,070 „	± 1,575 „	35,8	− 0,17	− 0,62
1910	4,584	± 0,060 „	± 1,350 „	29,3	+ 0,24	− 0,15
10 L. : Br.:						
1908	17,924	± 0,060 „	± 1,911 „	10,7	− 0,069	− 0,51
1909	17,930	± 0,077 „	± 1,720 „	9,6	− 0,51	+ 0,87
1910	16,896	± 0,091 „	± 2,037 „	12,1	− 0,06	− 0,44

Veränderung von 10 L. : Br. mit wachsendem L.:

L.:	3–4	5–6	7–8	9–10	11–12 cm/2
1908	16,8	17,1	18,5	19,0	18,4
1909	17,9	17,0	18,0	18,2	18,1
1910	14,4	16,3	16,8	18,0	18,1

c) **Die Differenzen zwischen Seitenblättchen und Endblättchen.** Für die Länge ergeben sich folgende absolute und relative Differenzen für Endblättchen — Seitenblättchen:

	absolute Differenz:	relative Differenz:
1908	+ 1,503 cm/2	18,8
1909	+ 2,148 „	21,5
1910	+ 1,920 „	19,7
für 10 L. : Br.:		
1908	+ 1,420 „	7,3
1909	+ 1,732 „	8,8
1910	+ 1,176 „	6,5

Die relativen Differenzen blieben also in den drei Jahren nicht konstant; sie haben sich geändert in gleicher Linie, wie sie verschieden sind bei den verschiedenen Stöcken.

Für die Länge gilt also: je größer der Mittelwert von L. bei den Endblättchen, um so größer ist die relative Differenz zwischen End- und Seitenblättchen.

Für 10 L. : Br. gilt das gleiche: je schmäler die Endblättchen, umso größer die Differenz zwischen End- und Seitenblättchen.

Nachdem wir diese Beziehungen nun unter zweierlei, ganz verschiedenen Verhältnissen festgestellt haben, erhebt sich die Frage, ob wir es hier nicht mit einer echten Korrelation zu tun haben. Wenn die Endblättchen größer werden, werden die Seitenblättchen kleiner; wie verhält sich nun die Gesamtfläche der drei Foliola? Für die Beantwortung dieser Frage, die auch außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegt, reicht mein Material nicht aus.

Strauch II.

a) **Endblättchen:** Korrelationstabelle pro 1909 (obere Zahlen). 1910 (untere Zahlen).

cm/2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Total-Br.
1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	1	6	22	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42
	1	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
3	—	—	1	19	28	23	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	74
	—	—	4	19	16	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41
4	—	—	—	1	—	7	26	33	8	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	76
	—	—	—	3	20	29	24	10	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	88
5	—	—	—	—	—	—	—	6	20	28	20	3	—	—	—	—	—	—	—	—	79
	—	—	—	—	—	3	15	30	44	23	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	118
6	—	—	—	—	—	—	—	—	1	12	27	30	16	2	—	—	1	—	—	—	89
	—	—	—	—	—	—	1	4	15	22	23	29	11	—	—	—	—	—	—	—	105
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	29	30	16	1	—	1	—	—	88
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	16	27	19	11	—	2	—	—	—	86
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	14	12	7	2	—	—	36
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	4	8	16	6	2	1	—	43
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	6	5	1	13
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	2	2	3	4	—	—	13
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tot.-L.	3	6	23	33	28	30	28	40	29	41	47	44	46	34	30	13	9	9	6	1	500
	1	4	5	22	36	33	41	44	61	45	37	46	44	24	21	18	11	6	1	—	500

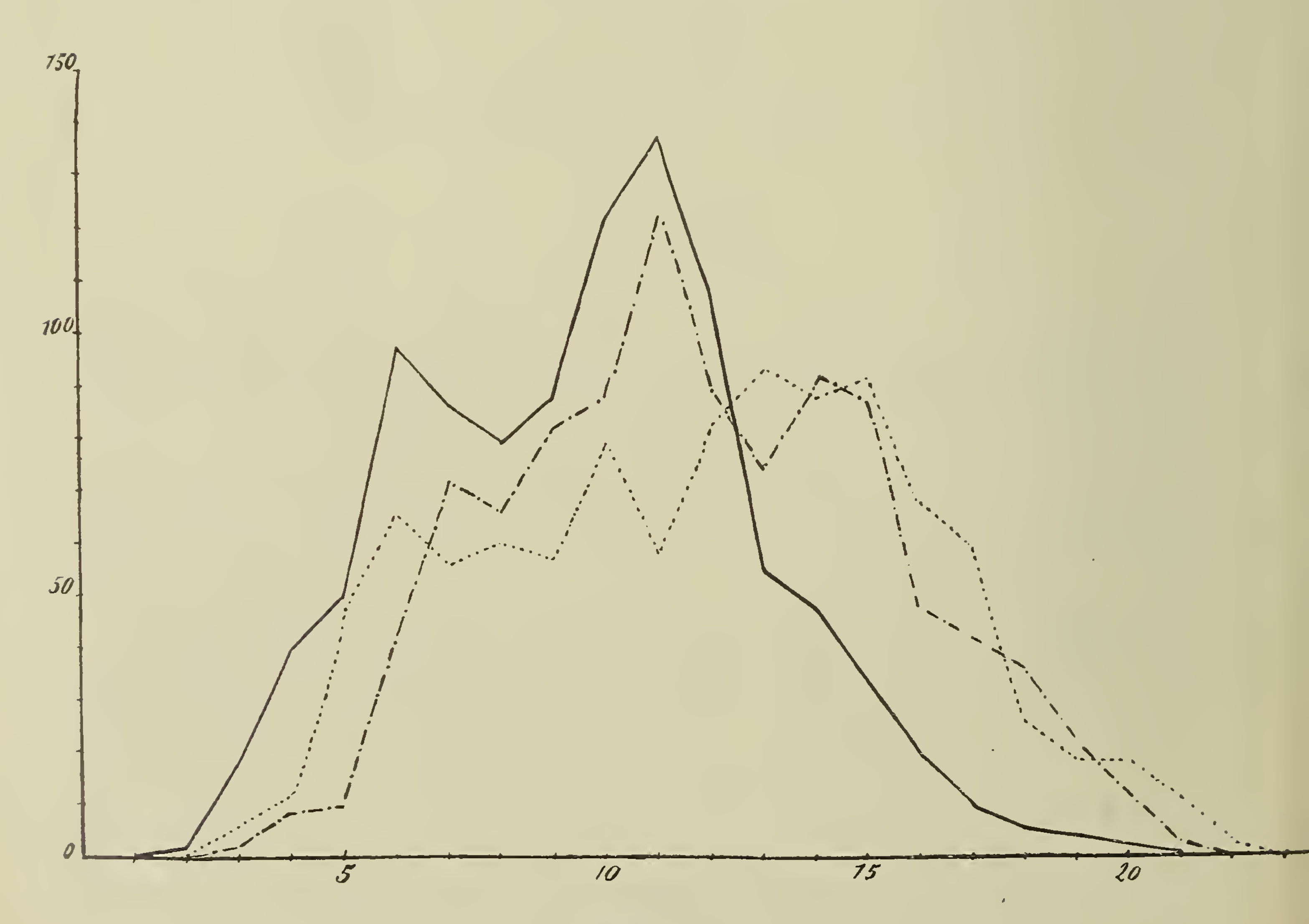


Fig. 7.

Länge: Die graphische Darstellung der drei Kurven siehe Figur 7; die Kurvenkonstanten sind folgende:

	M	m	σ	v	S	E
1908	9,636	$\pm$ 0,104 cm/₂	$\pm$ 3,277 cm/₂	34,0	+ 0,11	— 0,42
1909	11,938	$\pm$ 0,182 „	$\pm$ 4,060 „	32,4	— 0,06	— 0,32
1910	11,824	$\pm$ 0,162 „	$\pm$ 3,625 „	30,7	+ 0,14	— 0,63

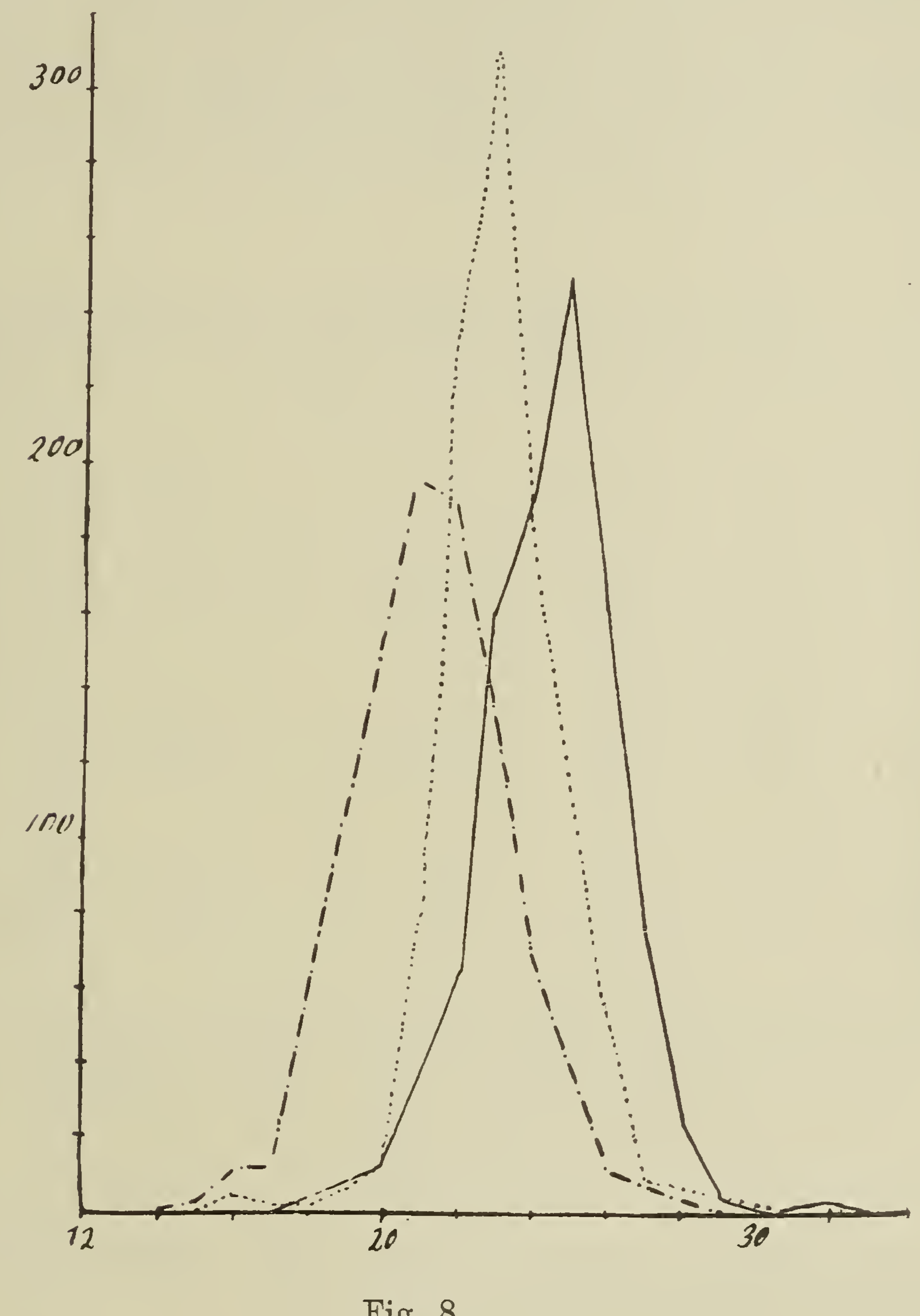


Fig. 8.

Das Resultat ist in vollständiger Übereinstimmung mit dem am Strauch I. Die stärker oder schwächer ausgebildete Zweigipfligkeit der Kurven findet ihren Ausdruck in dem Wert des stets negativen E.

Eine Vergleichung der Mittelwerte ergibt folgende Differenzen:

1908—1909 = — 2,302 $\pm$ 0,210 cm/₂; 1909—1910 = + 0,104 $\pm$ 0,244 cm/₂.

Die erste also negativ und reell; die zweite zwar positiv aber innerhalb des mittleren Fehlers.

Breite: Es genügt die Angabe der Kurvenkonstanten:

	M	m	σ	v	S	E
1908	3,944	$\pm$ 0,044 cm/$_2$	$\pm$ 1,396 cm/$_2$	35,4	+ 0,298	— 0,006
1909	5,144	$\pm$ 0,084 „	$\pm$ 1,881 „	36,9	— 0,01	— 0,90
1910	5,540	$\pm$ 0,069 „	$\pm$ 1,552 „	28,2	+ 0,03	— 0,59

Längenbreitenindex: Die Zahlen pro 1909 und 1910 sind folgende:

10 L. : Br. :	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
1909	—	2	1	1	3	6	37	112	154	95	59	18	4	3	2	1	1	1
1910	1	6	6	34	51	75	98	95	71	34	20	5	3	1	—	—	—	—

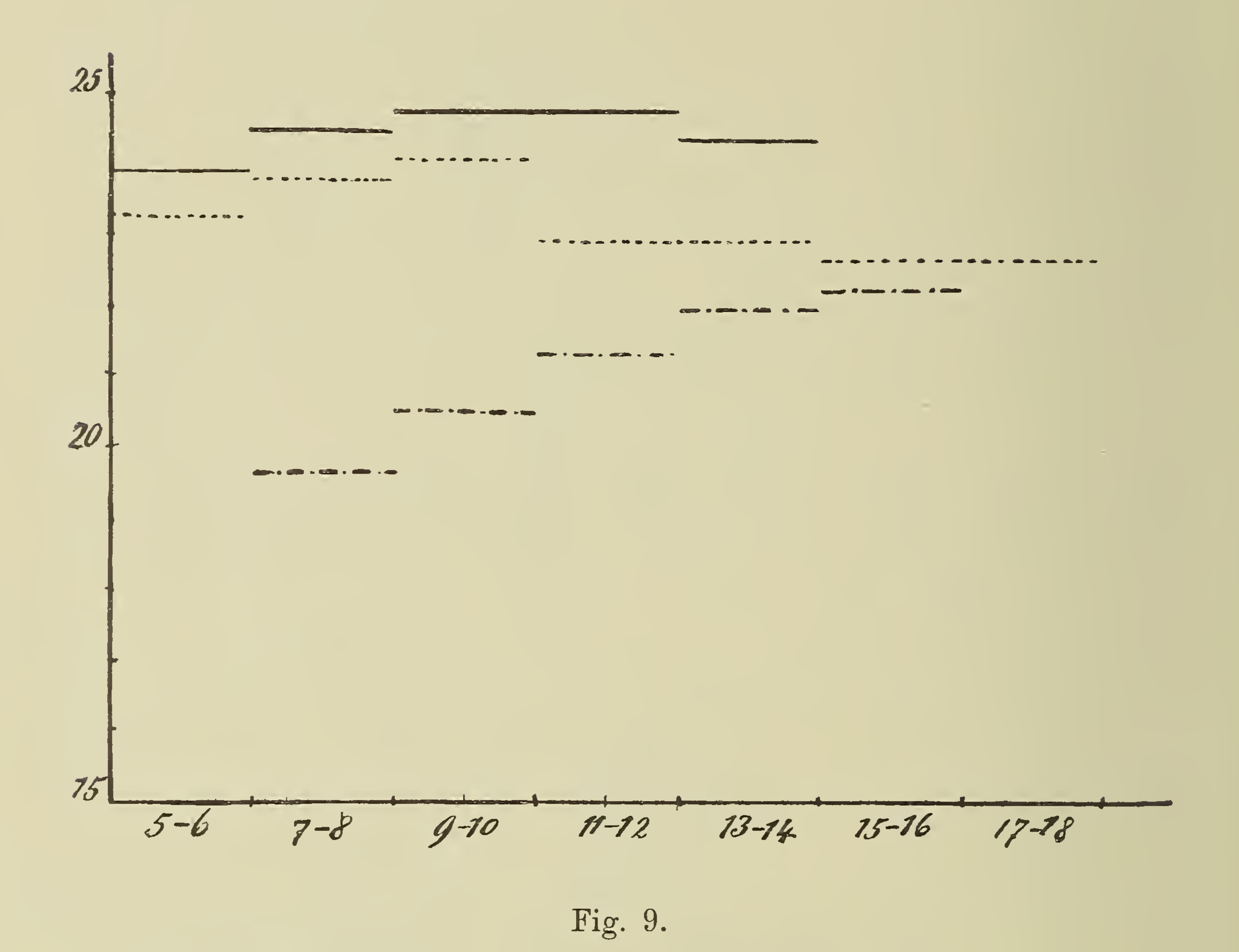


Fig. 9.

Das Bild der drei Jahreskurven gibt Figur 8; dazu gehören folgende Kurvenkonstanten:

	M	m	σ	v	S	E
1908	24,470	$\pm$ 0,057	$\pm$ 1,798	7,35	— 0,36	+ 0,48
1909	23,186	$\pm$ 0,075	$\pm$ 1,674	7,2	+ 0,06	+ 4,37
1910	21,260	$\pm$ 0,092	$\pm$ 2,059	9,7	+ 0,03	+ 0,095

Die Zahlen bedürfen keines allgemeinen Kommentars.

Die Differenz: 1908—1909 = + 1,284 $\pm$ 0,094
1909—1910 = + 1,926 $\pm$ 0,119

Also beide positiv und 13,6 bezw. 16,2 mal so groß als der mittlere Fehler, also beide wohl reell.

Die Veränderung von 10 L. : Br. mit wachsendem L. ist in Figur 9 graphisch dargestellt; die Zahlwerte sind folgende:

L.	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16	17—18 cm/2
1908	23,9	24,5	24,8	24,8	24,4	—	—
1909	23,3	23,8	24,1	23	23	22,7	22,7
1910	—	19,7	20,6	21,4	21,99	22,3	—

Überall zunächst ein Ansteigen des Wertes von 10 L. : Br., dem bei 1908 und 1909 ein nachheriges Abfallen folgt.

Die drei Linien kreuzen sich nirgends; doch ist im allgemeinen der Abstand 1909—1910 größer als der 1909—1908. Die Blätter aller Längen sind 1909 breiter als 1908, und 1910 noch viel breiter als 1909.

b) **Seitenblättchen:** Es wurden nur noch 1909 die Seitenblättchen gemessen. Die Kurvenkonstanten von 1908 und 1909 sind folgende:

	M	*m*	σ	v	*S*	*E*
Länge:						
1908	7,655	± 0,091 cm/2	± 2,884 cm/2	37,6	— 0,07	— 0,43
1909	9,280	± 0,172 „	± 3,853 „	41,4	— 0,24	— 1,12
Breite:						
1908	3,576	± 0,043 „	± 1,354 „	37,8	+ 0,24	— 0,07
1909	4,594	± 0,086 „	± 1,926 „	41,9	— 0,04	— 1,16
10 L. : Br.						
1908	21,333	± 0,054 „	± 1,707 „	8,01	+ 0,35	+ 0,93
1909	20,250	± 0,066 „	± 1,484 „	7,3	+ 0,38	+ 2,53

Veränderung von 10 L. : Br. mit wachsendem L.

L.	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14 cm/2
1908	20,8	21,8	22,1	21,7	21,4 „
1909	20,2	20,4	20,6	19,8	20,1 „

Also alles in vollständiger Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Endblättchen.

c) **Die Differenzen zwischen Endblättchen und Seitenblättchen:**

Endblättchen — Seitenblättchen:

		absolut:	relativ:
Länge:	1908	+ 1,981	20,6
	1909	+ 2,658	22,2
10 L. : Br.:	1908	+ 3,137	12,8
	1909	+ 2,936	12,65

Wenn auch nicht sehr scharf ausgeprägt, so zeigt sich doch wieder deutlich, daß die relative Differenz größer ist bei den größeren Werten des Endblättchens.

Strauch III.

Es wurden 1910 nur noch Endblättchen gemessen mit folgendem Ergebnis:

cm/2	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Total-Br.
3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
4	1	3	5	9	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22
5	—	—	—	6	8	18	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	37
6	—	—	—	1	1	24	39	25	15	5	2	—	—	—	—	—	112
7	—	—	—	—	—	—	—	18	50	58	38	7	—	—	—	—	171
8	—	—	—	—	—	—	—	1	1	21	38	42	16	3	—	—	122
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	7	11	4	—	—	25
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	1	6
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
Total-L.	2	4	6	16	13	42	43	45	66	85	80	56	27	10	4	1	500

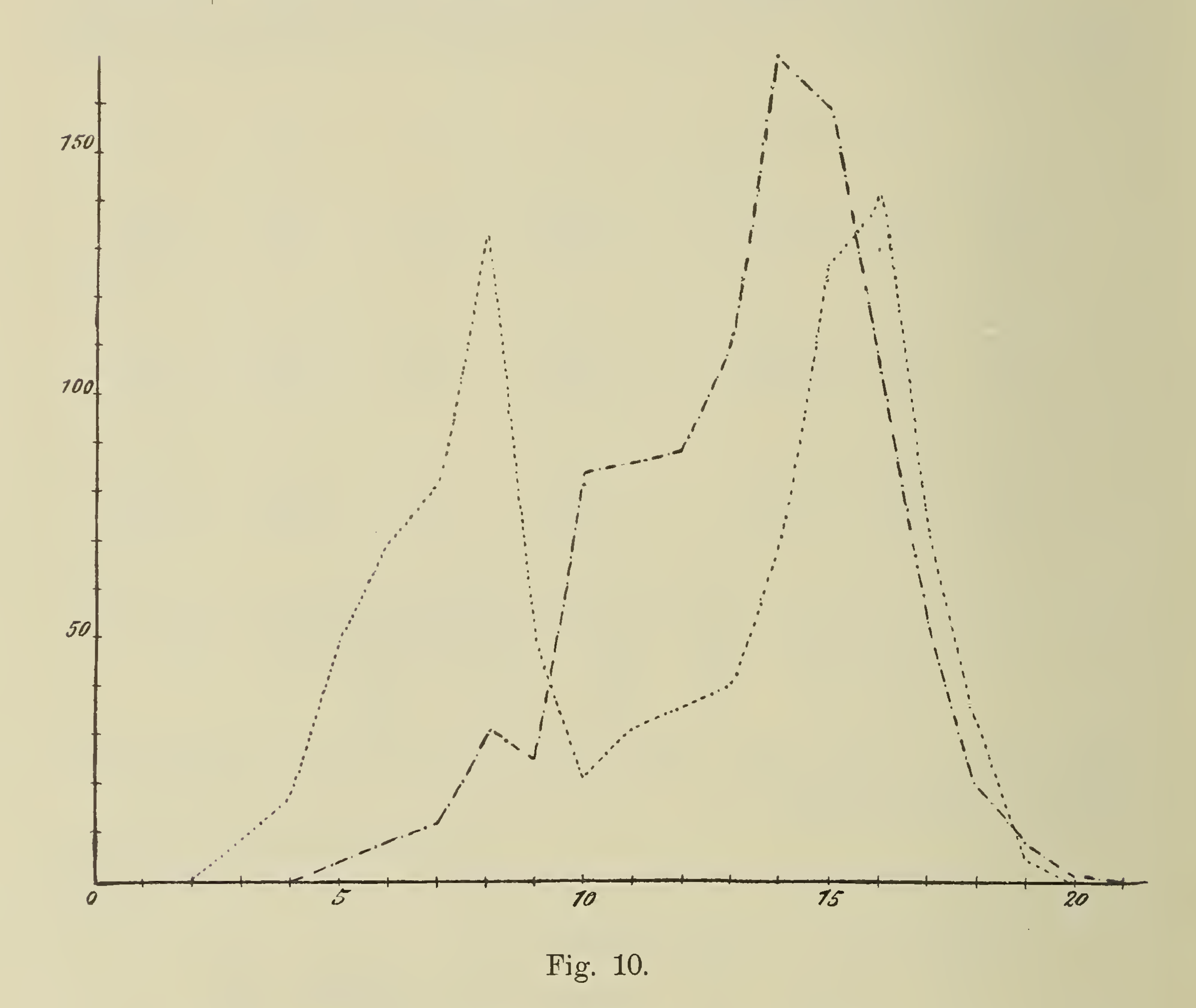


Fig. 10.

Länge: Figur 10 zeigt die Kurve von 1909 und 1910. Die Zweigipfligkeit von 1909 ist soz. vollständig verschwunden; ob nun der eine Gipfel 1910 dem 8 oder 16er Gipfel 1909 gleichwertig ist oder ob er als Summationsgipfel zu deuten ist, kann nachträglich nicht mehr entschieden werden. Dazu braucht es zunächst einer Feststellung, ob sich die beiden Blattformen nach Lang- und Kurztrieben scheiden. Eigentümlich ist diese starke Abweichung

der Kurve von 1910 von der von 1909, wenn wir berücksichtigen, wie bei Strauch I und II die Kurven der drei Jahrgänge sich ähnlich bleiben.

Einen großen Wert hat zwar bei so starker Verschiedenheit der Kurven die Vergleichung der Konstanten nicht; immerhin seien sie hier doch noch angeführt.

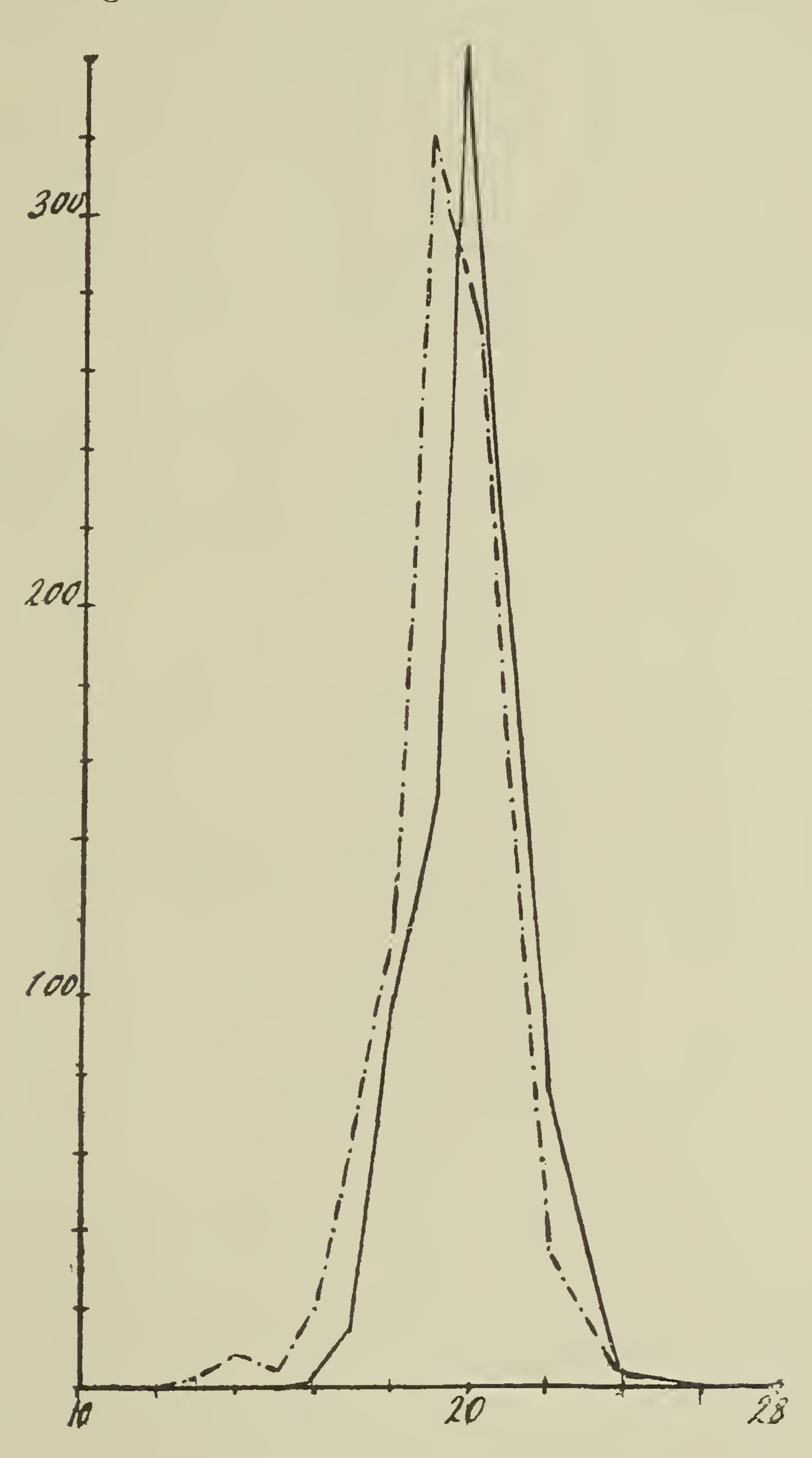


Fig. 11.

	M	m	σ	v	S	E
1909	11,588	± 0,156 cm/2	± 4,277 cm/2	36,9	— 0,884	— 1,41
1910	13,648	± 0,101 „	± 2,258 „	16,6	— 0,473	+ 0,599

M Differenz 1909—1910 = — 2,060 ± 0,186.

Auch für die Breite tritt an Stelle der zweigipfligen eine eingipflige Kurve mit folgenden Konstanten:

	M	m	σ	v	S	E
1909	5,652	± 0,078 cm/2	± 2,130 cm/2	38,7	— 0,050	— 1,360
1910	6,870	± 0,057 „	± 1,276 „	18,5	— 0,140	+ 0,755

Längen-Breitenindex:

10 L. : Br.	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1909	—	—	—	1	10	72	187	255	154	58	11	—	1	1	—
1910	1	4	2	10	32	57	161	136	71	18	5	2	—	—	1

Die beiden Kurven sind einander sehr ähnlich wie Figur 11 zeigt.

Kurvenkonstanten:

	M	*m*	*σ*	*v*	*S*	*E*
1909	19,932	± 0,045	± 1,224	6,2	+ 0,28	+ 0,78
1910	19,370	± 0,068	± 1,517	7,8	— 0,23	+ 2,77

M Differenz 1909—1910 = 0,562 ± 0,081.

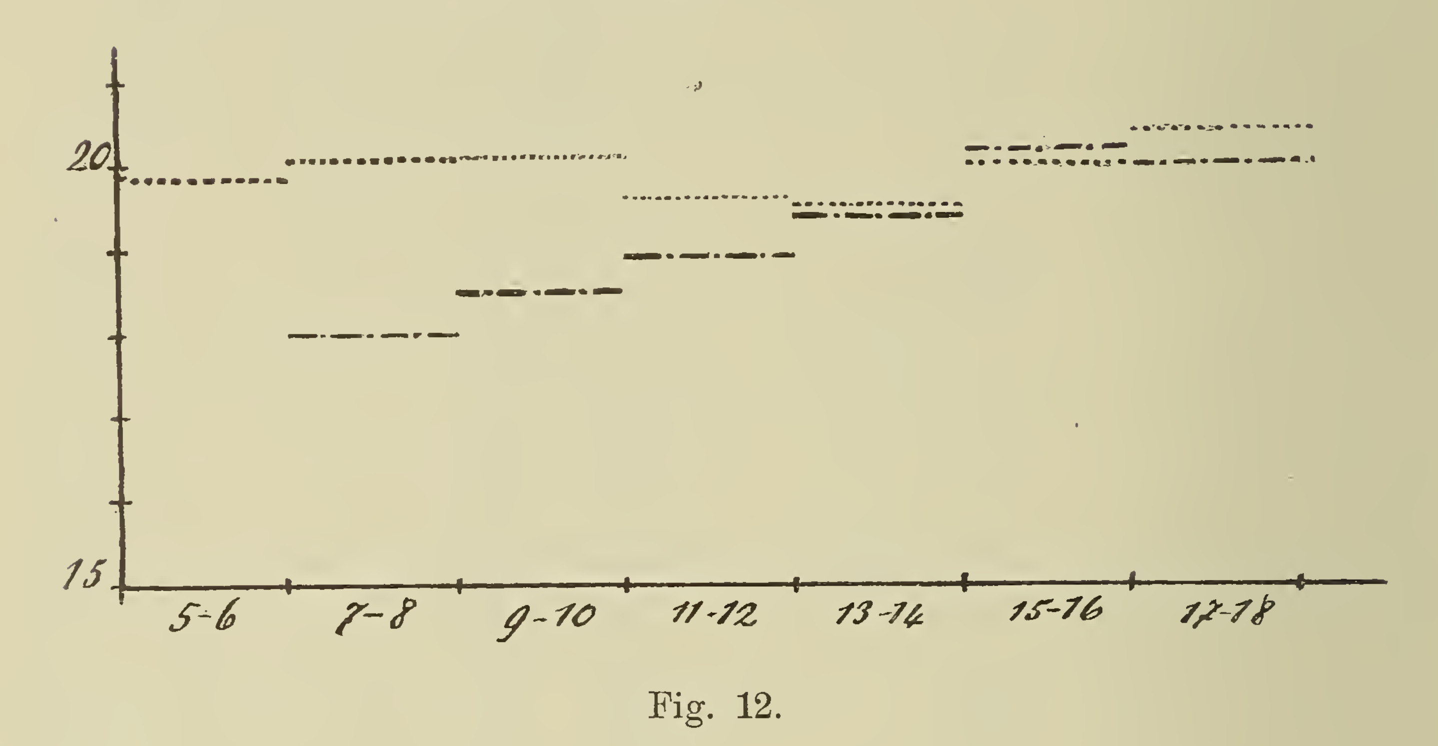


Fig. 12.

Von besonderem Interesse ist aber hier das Wachstum von 10 L. : Br. mit wachsendem L.:

L.:	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16	17—18 cm/$_2$
1909	19,9	20,1	(20,1)	(19,6)	19,5	20	20,4
1910		(18)	18,5	18,9	19,4	20,2	(20)

Wir konstatieren also (Fig. 12), daß mit Ausnahme von L. 15—16 cm/$_2$ die Linie für 1910 überall unter der von 1909 bleibt, ferner, daß nun in vollständiger Abweichung von III 1909, aber in Übereinstimmung mit den Resultaten an Strauch I und II 10 L. : Br. mit wachsendem L. wächst.

Vergleichung des Verhaltens der drei Sträucher während mehrerer Jahre.

Soeben haben wir gesehen, daß die verschiedenen untersuchten Werte in aufeinanderfolgenden Jahren sich ändern, und zwar meist in einem solchen Maße, daß die Differenzen reell erscheinen. Für diese Veränderung müssen äußere Bedingungen die Ursache sein. Wir wollen die Gesamtheit der den schließlichen Phaeno-

typus bestimmenden Ursachen für die Verschiedenheit der Jahrgänge als „Einfluß des Jahrgangs“ bezeichnen. Die erste Frage, die nun zu beantworten wäre, ist die: Macht sich der „Einfluß des Jahrganges“ für jeden Strauch in gleichem Sinne geltend?

Wir beschränken unsere Untersuchung auf L. und 10 L. : Br. der Endblättchen; die Seitenblättchen lassen wir jetzt außer Betracht; denn wir haben oben überall gezeigt, daß diese sich ganz analog verhalten wie die Endblättchen.

Für L. fanden wir als Differenzen der aufeinanderfolgenden Jahrgänge bei den drei Sträuchern:

	I	II	III
1908—1909	— 1,507 ± 0,168 cm/2	— 2,302 ± 0,210 cm/2	—
1909—1910	+ 0,284 ± 0,201 „	+ 0,104 ± 0,244 „	— 2,060 ± 0,186.

Die Differenz 1909—1910 ist für Strauch I und II im Verhältnis zu ihrem mittleren Fehler so klein, daß wir hier keinen „Einfluß des Jahrganges“ konstatieren können. Für III ist sie allerdings reell; aber wir können auch darauf keine Schlüsse begründen, weil überhaupt für III die beiden Jahreskurven fast inkommensurabel sind.

Dagegen sind die Differenzen 1908—1909 für I und II sicher reell, und was besonders hervorzuheben ist: Sie sind gleichsinnig. Der „Einfluß des Jahrganges“ macht sich also bei beiden Sträuchern geltend in dem Sinne, daß 1909 die Blättchen im Mittel bedeutend (9—10 mm) länger sind als 1908. Um festzustellen, welcher Faktor des komplexen Begriffs „Jahrgang“ diese Verschiebung nun wirklich verursacht, müßten die Untersuchungen natürlich viel weiter ausgedehnt werden können.

Der Längenbreitenindex zeigt folgendes Verhalten:

Differenzen der Mittelwerte:

Strauch	I	II	III
1908—1909	— 0,318 ± 0,101	+ 1,284 ± 0,094	—
1909—1910	+ 1,590 ± 0,128	+ 1,926 ± 0,119	+ 0,562 ± 0,093.

Von diesen Differenzen ist 1908—1909 I im Verhältnis zu ihrem mittleren Fehler sehr klein, so daß sie kaum als reell angenommen werden; ebenso ist III 1909—1910 auch noch nicht sicher reell. Wir finden also für 1908—1909 auf Grund dieser Zahlen keinen auf die beiden Stöcke in gleichem Sinne wirkenden „Einfluß des Jahrganges“. Anders dagegen für 1909—1910. Die Differenzen für I und II sind sicher reell; ferner sind sie gleichsinnig. Strauch III weist eine zwar nicht sicher reelle Differenz auf, die aber ebenfalls positiv ist, so daß sich also hier der „Einfluß des Jahrganges“ in allen drei Fällen im Sinne einer Verbreiterung der Blattspreiten geltend macht.

Nun haben wir aber oben angeführt, daß die Vergleichung der Mittelwerte von 10 L. : Br. ohne Berücksichtigung des Wertes von L. nur angenäherte Resultate ergibt. Wir müssen also noch nachkontrollieren, ob sich unser Ergebnis nicht modifiziert, wenn

wir nur die Blätter gleicher Länge miteinander vergleichen. Wir beschränken uns auf die mittleren Längen, auf die die Hauptmasse der gemessenen Blätter entfällt, auf die Länge 9—14 cm/2, und rekapitulieren folgende Zahlen:

Strauch	I			II			III		
L.: cm/2	9—10	11—12	13—14	9—10	11—12	13—14	9—10	11—12	13—14
1908	20,3	20,5	20,1	24,8	24,8	24,4	—	—	—
1909	20,0	19,9	19,9	24,1	23	23	20,1	19,6	19,5
1910	18,2	19,1	20,0	20,6	21,4	22	18,5	18,9	19,4
Differenzen:									
1908—1909	+ 0,3	+ 0,6	+ 0,2	+ 0,7	+ 1,8	+ 1,4	—	—	—
1909—1910	+ 1,8	+ 0,8	— 0,1	+ 3,5	+ 1,6	+ 1	+ 1,6	+ 0,7	+ 0,1

Das heißt mit einer einzigen Ausnahme sind alle Differenzen positiv; sie bestätigen also in erster Linie vollständig das Resultat, das wir aus der Vergleichung der Mittelwerte erhielten. Von großem Interesse ist nun aber fernerhin, daß bei dieser Art der Vergleichung auch die Differenzen von 1908—1909 für die beiden Stöcke I und II gleichgerichtet sind.

Unsere Untersuchung der verschiedenen Jahrgänge gibt uns ferner eine Antwort auf die Frage, in wie weiten Grenzen ein bestimmter Genotypus unter dem Einfluß äußerer Bedingungen phänotypisch verschieden sein kann. Vergleichen wir dann die an den einzelnen Stöcken gefundenen Differenzen mit denen, durch die sich die Stöcke voneinander unterscheiden, so bekommen wir wiederum einen Anhaltspunkt zur Entscheidung der Frage, ob die verschiedenen Sträucher verschiedene Genotypen oder Phaenotypen repräsentieren. Oder exakter ausgedrückt, ob es angeht auf Grund der vergleichenden Untersuchung diese Frage so oder so mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit zu entscheiden.

Für Länge fanden wir als Maximaldifferenzen (in cm/2) am gleichen Stock: I 1908—1909 = — 1,507 ± 0,168; II 1908—1909 = — 2,302 ± 0,210; III 1909—1910 = — 2,060 ± 0,186.

Die Differenzen zwischen den einzelnen Stöcken im gleichen Jahr sind dagegen folgende:

	I—II	II—III	I—III
1908	— 1,105	—	—
1909	— 1,900	+ 0,350	— 1,550
1910	— 2,070	— 1,824	— 3,894

Da es nun ganz leicht möglich ist, daß selbst unter anscheinend ähnlichen Verhältnissen wachsende Stöcke, in Bezug auf Ernährung, Wasserversorgung und andere Faktoren mindestens unter so stark verschiedenen Verhältnissen leben, wie ein Stock in zwei aufeinanderfolgenden Jahren, so ergibt sich aus der Vergleichung dieser Zahlen, daß wir aus der Verschiedenheit des mittleren L. nicht auf genotypische Unterschiede schließen können. Nur eine einzige Differenz zweier Stöcke geht über die maximale Differenz innerhalb eines Stockes hinaus.

Zu einem ganz ähnlichen Resultat führt uns die Betrachtung der Werte für 10 L. : Br.:

Maximaldifferenzen für *M* von 10 L. : Br. zwischen zwei verschiedenen Jahren an demselben Strauch:

I 9—10 = + 1,590 II 8—10 = 3,210 III 9—10 = + 0,562.

Differenzen zwischen den verschiedenen Stöcken:

	I—II	II—III	I—III
1908	— 5,126	—	—
1909	— 3,424	+ 3,254	— 0,270
1910	— 3,198	+ 1,890	— 1,298.

1908 ist allerdings die Differenz I—II sehr viel größer als die Maximaldifferenz an einem Stock (II, 1908—1910); in allen anderen Fällen wird aber dieses Maximum nicht oder nur sehr wenig überschritten. Immerhin ist zu beachten, daß die Differenz I—II doch konstant recht bedeutend bleibt, so daß man hier eher an genotypische Verschiedenheit denken könnte als bei L.

Berücksichtigen wir endlich auch hier nur die Blätter mittlerer Länge, so erhalten wir folgende Maximaldifferenzen am gleichen Stock:

	I			II			III		
L. cm/₂	9—10	11—12	13—14	9—10	11—12	13—14	9—10	11—12	13—14
	2,1	1,4	0,2	4,2	3,4	2,4	1,6	0,7	0,1

Demgegenüber finden wir als Differenzen zwischen den einzelnen Stöcken:

	I—II			II—III			I—III		
1908	4,5	4,3	3,1	—	—	—	—	—	—
1909	4,1	3,1	3,1	4,0	3,4	3,5	0,1	0,3	0,4
1910	2,4	2,3	2,0	2,1	2,5	2,6	0,3	0,2	0,6

Woraus sich ergibt, daß bis auf zwei alle Werte unterhalb dem Maximum von 4,2 bleiben, und jene 2 auch dieses nicht wesentlich überschreiten. Wir dürfen also auch aus der großen Differenz von 10 L. : Br. zwischen I und II doch nicht auf genotypische Unterschiede schließen.

Eine definitive Entscheidung ist somit nur auf experimentellem Wege möglich.

III. Vergleichung der Blätter einer größeren Anzahl Sträucher in einem Jahre.

Die Vergleichung der Blätter von Strauch I und II ergab vor allem für den Wert 10 L. : Br. so starke Differenzen, daß man leicht geneigt sein könnte, zwei genotypisch verschiedene Formen anzunehmen. Durch die Untersuchung der Blätter in mehreren aufeinanderfolgenden Jahrgängen zeigte es sich aber, daß durch

äußere Einflüsse die Blattform an ein und demselben Strauch ebenso stark sich ändern kann, als die Differenz zwischen I und II im Jahre 1908 betrug. Dadurch wird wahrscheinlich, daß wir es nur mit verschiedenen Phaenotypen zu tun haben.

Wir können aber die Differenzen zwischen I und II noch von einer anderen Seite beleuchten. Der Systematiker würde, wenn er nur diese beiden Sträucher, die annähernd unter gleichen Bedingungen wachsen, vor sich hätte, nicht zögern, eine schmalblättrige und eine breitblättrige Varietät zu unterscheiden. Für ihn würde es sich sodann aber darum handeln, durch Vergleichung eines größeren Materials festzustellen, ob die Lücke zwischen den vorliegenden Formen nicht durch Zwischenglieder ausgefüllt werde, so daß von I—II eine gleitende Reihe aufgestellt werden könnte, also jede Setzung einer Grenze willkürlich würde. Ist das der Fall, so fällt die Berechtigung, zwei Varietäten zu unterscheiden, dahin; ganz unbekümmert darum, ob die Unterschiede nur phaenotypisch oder genotypisch bedingt sind. Zugleich leuchtet auch ein, daß im Falle des Nachweises einer solchen gleitenden Reihe, die Annahme, daß die Unterschiede nur phaenotypisch seien, an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Die Untersuchung einer größeren Anzahl von Sträuchern eröffnete ferner einige Aussicht dafür, daß eventuell die Abhängigkeit der Blattspreite von den Standortsbedingungen des Stockes nachgewiesen werden könne. Von da aus ließ sich dann weiterhin vielleicht ein Schluß ziehen auf die Faktoren, die die Unterschiede der verschiedenen Jahrgänge eines und desselben Strauches bedingten.

Diese Fragen veranlaßten mich, im Jahre 1910 von einer Anzahl weiterer Sträucher recht verschiedener Standorte und verschiedenen Alters Messungen an den Endblättchen vorzunehmen, so daß ich pro 1910 schließlich über das Zahlenmaterial von insgesamt 19 Sträuchern verfügte. Von den Sträuchern 4—19 wurden allerdings jeweils nur 200 Blättchen gemessen; doch genügt diese Menge vollständig, um vergleichbare Zahlen zu bekommen, wie aus folgendem hervorgeht.

Wir vergleichen von Strauch I und II 1910 je die Mittelwerte der ersten und zweiten 250 Messungen und zwar die Werte von L. in cm/2 und von 10 L. : Br.

Strauch I:			Länge.	
	I	250	9,812 ± 0,206 cm/2	σ = ± 3,26
	II	250	9,656 ± 0,203 „	σ = ± 3,20
Differenz:			0,156 ± 0,289 cm/2	
			10 L. : Br.	
	I	250	18,020 ± 0,136	σ = ± 2,164
	II	220	18,124 ± 0,148	σ = ± 2,335
Differenz:			0,104 ± 0,201	

Die Differenzen bleiben hier also sogar innerhalb der Grenze ihres mittleren Fehlers.

Strauch II: Länge.

I	250	12,644 ± 0,207 cm/2	σ = ± 3,27
II	250	11,124 ± 0,243 „	σ = ± 3,84
Differenz:		1,520 ± 0,319 cm/2	

10 L. : Br.

I	250	11,464 ± 0,115	σ = ± 1,813
II	250	11,136 ± 0,145	σ = ± 2,292
Differenz:		0,328 ± 0,185	

Für L. finden wir eine Differenz, die das 5fache ihres mittleren Fehlers beinahe erreicht. Dies fanden wir aber auch oben bei der Vergleichung von je 2 500-Messungen. Für 10 L. : Br. erhalten wir fast das doppelte des mittleren Fehlers der Differenz.

Diese Zahlen, absolut und relativ genommen, geben uns nun einen Anhaltspunkt für die Bewertung der Differenzen zwischen den Messungen an verschiedenen Sträuchern. Jedenfalls müssen diejenigen bei L. 1,5 absolut, bezw. das 5fache ihres mittleren Fehlers übersteigen, bevor wir sie als reell betrachten dürfen (für 10 L. : Br. 0,3 bezw. das doppelte des Fehlers).

Zunächst seien in aller Kürze die Standorte der 19 untersuchten Sträucher charakterisiert.

1. (= I der ersten Abschnitte) kleiner Strauch in Gebüsch, vollständig beschattet von anderem Gebüsch, etwas kränklich.
2. (= II) hochgewachsener Strauch, ebenfalls in dichtem Gebüsch, aber an sonnigerer Stelle.
3. (= III) „hochstämmiges“ Kugelbäumchen, über eine Dornhecke sich erhebend, an sonniger Lage.
4. In ähnlichen Verhältnissen wie 2, aber weniger kräftig.
5. Ähnlich wie 3.
6. Ebenso, unmittelbar neben 3 stehend.
7. Gleich wie 2.

(1—7 Garten an der Rorschacherstraße.)

8. Schmächtiger Strauch im Gebüsch, schattig.
9. Üppiger Strauch am Rande des Gebüsches, sonnig.
10. Schmächtiger Strauch auf schmalem Absatz zwischen zwei Mauern.

(8—10 Garten am Rosenberg.)

11. Großer Strauch im Park neben der Kantonsschule, schattig.
12. Üppiger, kräftiger Strauch im Gebüsch, sonnig.
13. Ganz gleicher, unmittelbar neben 12.
14. Schmächtiges Sträuchlein zwischen Steinen in dichtem Schatten.
15. Kräftiger Strauch im Schatten.

(12—15 Garten im „Kleinberg“.)

16. Kräftiger Strauch, im Gebüsch, auf breitem Bord, schattig.
17. Sehr stark fruktifizierender, etwas schwächlicher Strauch, sonnig.
18. Ähnlich wie 17, aber schattig, auf schmaler Bordkrone.
19. Ebenso, schattig, auf breiter Bordkrone.

(16—19 Garten des Schülerhauses an der Speicherstraße.)

Zunächst untersuchen wir die Länge. Es wurden folgende Zahlen gefunden:

1—3 siehe oben I—III.

cm/2	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
No. 4.	—	1	2	10	8	23	22	19	26	24	13	19	15	13	2	2	1	—	—	—	—
5.	—	—	1	2	1	5	14	15	20	24	31	21	14	18	12	10	8	3	1	—	—
6.	—	—	1	—	3	3	4	7	11	16	17	19	14	7	10	27	24	18	11	7	1
7.	1	—	4	13	10	12	12	21	20	18	17	14	19	9	10	6	5	2	2	4	1
8.	—	10	15	24	21	39	35	25	14	8	5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9.	—	—	3	6	12	13	27	24	36	42	20	10	4	1	1	1	—	—	—	—	—
10.	—	1	6	15	17	21	23	26	27	17	13	8	7	8	3	4	3	1	—	—	—
11.	—	—	—	7	14	18	27	29	24	21	23	18	12	6	1	—	—	—	—	—	—
12.	—	—	—	—	5	6	8	13	13	13	12	16	14	17	21	10	10	18	13	9	1
13.	—	—	2	10	18	27	18	30	31	14	20	8	12	4	4	1	1	—	—	—	—
14.	—	1	6	19	32	33	25	28	21	11	13	5	6	—	—	—	—	—	—	—	—
15.	—	—	—	8	14	16	33	21	30	29	24	12	3	5	4	1	—	—	—	—	—
16.	—	—	2	3	8	31	22	41	36	33	16	6	2	—	—	—	—	—	—	—	—
17.	—	—	—	7	5	5	20	32	38	24	27	12	10	4	10	4	2	—	—	—	—
18.	—	—	1	10	21	38	47	37	30	6	4	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—
19.	—	1	—	9	7	29	29	24	32	28	16	9	8	4	4	—	—	—	—	—	—

Es ist von vornherein nicht anzunehmen, daß bei nur 200 Messungen die Kurven schön ausgeglichen seien. Immerhin zeigt das Zahlenmaterial, daß die meisten Kurven mehr oder weniger deutlich zweigipflig sind; daß also auch hier fast überall die Herterophyllie, die wir oben konstatiert haben, zum Ausdruck kommt.

Von Kurvenkonstanten wurden berechnet: M, m, σ, v und E. Das letztere hauptsächlich als Ausdruck der Zweigipfligkeit. Die folgende Tabelle zeigt übersichtlich zusammengestellt diese Werte:

Kurvenkonstanten für die Werte von L. bei den Sträuchern 1—19 im Jahre 1910:

	$M \pm m$		σ		v	E
1.	9,754 ± 0,142	cm/2	± 3,270	cm/2	33,4	− 0,59
2.	11,824 ± 0,162	„	3,625	„	30,7	− 0,63
3.	13,648 ± 0,101	„	2,258	„	16,6	+ 0,60
4.	10,162 ± 0,215	„	3,044	„	29,8	− 0,94
5.	12,300 ± 0,221	„	3,121	„	25,4	− 0,39
6.	14,790 ± 0,272	„	3,850	„	26,0	− 0,74
7.	11,165 ± 0,285	„	4,050	„	36,6	− 0,18
8.	7,270 ± 0,161	„	2,278	„	31,2	− 0,20
9.	9,665 ± 0,170	„	2,305	„	23,8	+ 0,06
10.	9,515 ± 0,229	„	3,232	„	34,0	+ 0,42
11.	9,885 ± 0,184	„	2,596	„	26,2	− 0,81
12.	15,255 ± 0,294	„	4,160	„	27,7	− 0,79
13.	9,520 ± 0,202	„	2,850	„	30,0	− 0,25

	$M \pm m$	σ	v	E
14.	8,165 ± 0,174 cm/₂	2,457 cm/₂	30,0	− 0,37
15.	9,760 ± 0,181 „	2,555 „	26,1	− 0,21
16.	9,270 ± 0,137 „	1,948 „	20,9	− 0,33
17.	10,680 ± 0,194 „	2,742 „	25,6	+ 0,10
18.	8,255 ± 0,131 „	1,852 „	22,3	+ 0,93
19.	9,570 ± 0,179 „	2,545 „	26,5	− 0,29

Wir sehen eine sehr starke Variation des Mittelwertes von 7,270 bis 15,255 cm/₂; die Blätter des längstblättrigen Strauches erreichen also im Mittel mehr als das doppelte dessen mit den kürzesten Blättern. Dagegen verschwindet selbst unsere oben konstatierte Differenz zwischen I und II bezw. III. Diesen Wert werden wir noch weiter untersuchen müssen. Erwähnenswert ist auch, abgesehen von einzelnen Fällen, die verhältnismäßig geringfügige Schwankung von σ und v. Ganz besonders soll aber hervorgehoben werden, daß E nur in 5 Fällen positiv ist, wovon zudem 2 nur minimalen Zahlenwert haben. Sonst finden wir überall einen negativen Wert von E als deutlichen Ausdruck der Zweigipfligkeit.

Wenn wir entscheiden wollen, ob wir vergleichend verschiedene Typen unterscheiden dürfen oder ob wir es mit einer gleitenden Reihe zu tun haben, so müssen wir die Sträucher nach dem Mittelwert von L. anordnen. Aus einer solchen Anordnung werden wir dann auch leicht ablesen können, ob sich eine Abhängigkeit der Spreitenlänge von äußeren Bedingungen nachweisen läßt.

No. des Strauches:	Mittelwert cm/₂	Differenz $\pm m$ cm/₂.
8.	7,270	
		0,895 ± 0,238
14.	8,165	
		0,090 ± 0,218
18.	8,255	
		1,015 ± 0,190
16.	9,270	
		0,245 ± 0,267
10.	9,515	
		0,005 ± 0,305
13.	9,520	
		0,050 ± 0,270
19.	9,570	
		0,095 ± 0,247
9.	9,665	
		0,085 ± 0,248
15.	9,750	
		0,004 ± 0,230
1.	9,754	
		0,131 ± 0,231
11.	9,885	
		0,277 ± 0,282
4.	10,162	
		0,518 ± 0,288
17.	10,680	
		0,485 ± 0,344
7.	11,165	
		0,659 ± 0,328
2.	11,824	
		0,576 ± 0,274
5.	12,300	
		1,348 ± 0,243
3.	13,648	
		1,142 ± 0,290
6.	14,790	
		0,465 ± 0,400
12.	15,255	

Die Differenz erreicht also nirgends die oben für die Vergleichung von 2 250-Messungen gefundene absolute Differenz von 1,5 cm/₂. Nicht weniger als 9 Differenzen bleiben innerhalb des mittleren Fehlers; ganz wenig über das 5fache des Fehlers hinaus gehen nur 2 Differenzen. Das heißt mit Worten; es läßt sich zwischen den kurzen und den langen Blättern nirgends eine sichere Grenze ziehen. Die 19 Sträucher gehören vergleichend, systematisch genommen, zu einer Einheit. Sie bilden nicht verschiedene Varietäten.

Damit gewinnt zugleich auch der Schluß, daß die Blattlänge weniger genotypisch als phaenotypisch bedingt sei, an Wahrscheinlichkeit. Versuchen wir aber den die Länge bedingenden Faktor zu fassen, so ergeben sich bei der Komplexität der äußeren Bedingungen Schwierigkeiten. Aus der Standortsliste können wir nur weniges direkt ablesen; wir versuchen aber aus diesem wenigen einiges herauszuschälen.

Scheiden wir die Standorte in „sonnige" und „schattige", so entfallen die 5 Sträucher mit den kürzesten Blättern auf schattig, die 5 mit den längsten auf sonnig; oder unter den ersten 11 sind nur zwei sonnige; die letzten 8 sind alle sonnig. Sonniger Standort ist also wohl der Entwicklung günstiger als schattiger.

Ebenso ergibt sich, daß kräftige, gut entwickelte Bäume längere Blätter tragen als schwächliche.

Mit anderen Worten, die Länge der Blätter scheint in der Tat abhängig zu sein von ihrer Ernährung. Die Bedeutung der einzelnen Teilfaktoren könnte aber nur durch das Experiment eruiert werden.

Neben dem Verhalten des Wertes für L. und 10 L.: Br. spielt die Variation der Breite nur eine untergeordnete Rolle. Der Vollständigkeit halber seien hier aber wenigstens die Kurvenkonstanten für die Breite der Endblättchen der Sträucher 4—19 aufgeführt:

	M	m	σ	v
4.	4,730	± 0,092 cm/₂	± 1,306 cm/₂	27,8
5.	5.340	± 0,088 „	1,247 „	23,5
6.	6,775	± 0,110 „	1,553 „	22,9
7.	5,528	± 0,126 „	1,784 „	32,4
8.	3,525	± 0,072 „	1,019 „	29,1
9.	4,440	± 0,076 „	1,072 „	24,4
10.	4,665	± 0,114 „	1,504 „	32,0
11.	4,360	± 0,078 „	1,100 „	25,0
12.	5,525	± 0,091 „	1,290 „	23,5
13.	4,405	± 0,086 „	1,217 „	27,7
14.	4,070	± 0,069 „	0,977 „	23,6
15.	4,255	± 0,059 „	0,837 „	19,2
16.	4,305	± 0,054 „	0,769 „	17,9
17.	5,275	± 0,083 „	1,170 „	22,1
18.	4,305	± 0,062 „	0,879 „	20,4
19.	4,195	± 0,077 „	1,094 „	26,0

Besonders wichtig ist die Variation des Längenbreitenindex. Es seien also hier die Zahlen für 10 L. : Br. in extemo aufgeführt.

1—3 siehe oben I—III.

No. 10 L. : Br.	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
4.	—	—	1	—	4	7	8	24	23	**40**	22	**39**	10	14	5	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
5.	—	—	—	—	—	1	6	7	21	28	30	**43**	37	18	7	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6.	—	—	—	—	—	10	6	16	31	**40**	34	32	17	9	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7.	1	1	2	3	9	18	24	28	**32**	32	19	13	12	4	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8.	—	—	—	—	2	8	17	30	37	**48**	23	24	10	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9.	—	—	—	1	—	1	2	8	20	**37**	32	**47**	31	16	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10.	—	—	—	1	3	6	16	29	**46**	36	37	21	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11.	—	—	—	—	—	1	3	8	5	32	35	**51**	31	24	7	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12.	—	—	—	—	—	1	2	1	4	19	13	**27**	21	19	15	15	**25**	13	11	3	6	3	—	1	—	—	1
13.	—	—	—	—	2	7	19	24	**34**	22	18	**25**	14	24	7	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14.	—	—	1	4	8	18	**39**	34	33	23	13	10	5	9	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15.	—	—	—	1	—	3	8	15	22	24	**25**	24	19	**23**	12	13	7	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—
16.	—	—	—	—	3	9	10	20	**33**	32	20	**28**	12	13	9	3	3	4	—	1	—	—	—	—	—	—	—
17.	—	—	1	—	3	6	30	36	**40**	24	31	15	4	7	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18.	—	—	1	2	10	22	39	**41**	40	25	12	5	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19.	—	—	—	1	1	1	4	13	20	**31**	20	22	**28**	27	16	9	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Schon diese Zahlen zeigen große Differenzen zwischen den Werten der einzelnen Sträucher. Am deutlichsten werden auch hier die Verhältnisse, wenn wir die Mittelwerte berechnen und dann die Sträucher ordnen nach der Größe von M. In die gleiche Tabelle tragen wir zugleich auch die Werte von σ und v ein.

No.	M	m	σ	v	Ordngsn. für L.	M-Differenz.
1.	18,072	± 0,102	± 2,272	12,6	10.	
						1,118 ± 0,168
18.	19,190	± 0,133	1,882	9,9	3.	
						0,180 ± 0,149
3.	19,370	± 0,068	1,517	7,8	17.	
						0,320 ± 0,184
14.	19,690	± 0,171	2,423	12,3	2.	
						0,265 ± 0,245
7.	19,955	± 0,176	2,492	12,4	14.	
						0,350 ± 0,233
17.	20,305	± 0,153	2,160	10,6	13.	
						0,190 ± 0,199
10.	20,495	± 0,127	1,792	8,9	5.	
						0,080 ± 0,182
8.	20,575	± 0,130	1,840	9,0	1.	
						0,695 ± 0,159
2.	21,260	± 0,092	2,059	7,2	15.	
						0,165 ± 0,198
4.	21,425	± 0,175	2,481	11,6	12.	
						0,020 ± 0,228
6.	21,445	± 0,146	2,066	9,7	18.	
						0,020 ± 0,238
13.	21,465	± 0,188	2,661	12,4	6.	
						0,115 ± 0,275
16.	21,680	± 0,201	2,840	13,1	4.	
						0,610 ± 0,240
9.	22,290	± 0,131	1,859	8,3	8.	
						0,155 ± 0,191

No.	*M*	*m*	σ	*v*	Ordngsn. für L.	*M*-Differenz.
5.	22,445	± 0,139	1,964	8,8	16.	
						0,235 ± 0,190
11.	22,680	± 0,130	1,792	8,9	11.	
						0,060 ± 0,243
15.	22,740	± 0,205	2,895	12,8	9.	
						0,090 ± 0,276
19.	22,830	± 0,185	2,621	11,5	7.	
						2,600 ± 0,309
12.	25,430	± 0,247	3,490	14,0	19.	

Die absolute Differenz zweier aufeinanderfolgender *M* geht also nur in 4 Fällen wesentlich über 0,3 hinaus; und in den gleichen Fällen erreicht sie auch mehr als das doppelte ihres mittleren Fehlers. Es ist also auch hier nicht möglich, ohne Willkür eine Grenze zwischen einer breitblättrigen und einer schmalblättrigen Varietät zu bezeichnen, trotzdem die Differenz des 10 L. : Br. zwischen dem Strauch mit den breitesten Blättern (18,072) und dem mit den schmälsten (25,430) volle 7,358 beträgt.

Damit erhält auch unsere frühere Annahme, daß die relative Breite der Blätter eher phaenotypisch als genotypisch bedingt sei, eine neue Stütze. Es frägt sich nun auch hier, ob sich aus dem vorliegenden Material (ähnlich wie bei L.) ein Zusammenhang feststellen lasse, zwischen Standortsbedingungen und Spreitenbreite. Leider ist das nicht möglich. Die Frage, welche Faktoren die Spreitenbreite bedingen, muß auf experimentellem Weg zu lösen versucht werden.

Wir haben oben gesehen, daß sich 10 L. : Br. mit den L. ändert; es bietet also ein Interesse die Reihenfolge der Sträucher bei der Anordnung nach der Größe von L. zu vergleichen mit den nach 10 L. : Br.; das gestattet uns die Ordnungsnummer in der obigen Tabelle. Das Resultat ist vollständig negativ. Die Reihenfolge nach der Größe von L. und von 10 L. : Br. zeigt gar keine Abhängigkeit zwischen den beiden Werten.

Wichtig ist aber doch, noch nachzusehen, ob sich nicht die Reihenfolge der Sträucher wesentlich verschiebt, wenn man nur Blätter gleicher Länge in Bezug auf 10 L. : Br. vergleicht. Wir stellen also auch hier die für jeden Zentimeter Länge gefundenen Mittelwerte von 10 L. : Br. zusammen, die nur berechnet wurden, wenn 10% (also 20 Bl.) in das betreffende Längenintervall fallen, oder doch wenigsten 5% (also 10--19 Bl.); die letzteren Zahlen stehen in Klammern. Zur Vergleichung sind auch die Zahlen der Sträucher I—III rekapituliert.

	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16	17—18	19—20 cm/2
1.	—	15,7	17,0	18,2	19,1	20,0	(20,4)	—	—
2.	—	(18,8)	19,7	20,6	21,4	22,0	22,3	(22,5)	—
3.	—	—	—	18,5	18,9	19,4	20,2	(20)	
4.	—	(19,1)	20,8	20,9	21,9	22,9	(23)	—	—
5.	—	—	(21,5)	21,5	22,2	22,8	23,3	(23,9)	
6.	—	—	—	(20,4)	20,6	22,1	22,1	22,3	22,5
7.	—	17,9	18,5	19,5	20,6	21,2	(20,9)	(21)	—

	3–4	5–6	7–8	9–10	11–12	13–14	15–16	17–18	19–20 cm/₂
8.	18,7	19,8	20,8	21,6	(21,9)	—	—	—	—
9.	—	(21,4)	21,9	22,2	23	(22,6)	—	—	—
10.	—	19,4	20	20,8	21,3	(21,5)	—	—	—
11.	—	20,8	22,1	23,1	23,6	23,6	—	—	—
12.	—	—	(23)	23,5	23,3	24,9	25,9	27,6	27,6
13.	—	18,8	20,0	22,6	22,5	22,4	—	—	—
14.	—	18,1	19	20,6	22,7	—	—	—	—
15.	—	18,8	21,4	22,4	24,3	(25,7)	—	—	—
16.	—	(19)	20,2	21,8	23,2	—	—	—	—
17.	—	(17,7)	18,9	20,0	21,1	21,5	(21,8)	—	—
18.	—	18,5	19	19,5	(21,3)	—	—	—	—
19.	—	(20,3)	22,6	23	22,8	(24,8)	—	—	—

Zunächst zeigen diese Zahlen, daß durchweg beim einzelnen Strauch mit wachsendem L. auch der Wert von 10 L.:Br. zunimmt. Das nochmalige Abfallen dieses Wertes am Ende der Reihe, das wir oben konstatieren konnten, ist nur in einzelnen Fällen angedeutet.

Die Reihenfolge der Sträucher bei bloßer Berücksichtigung der Blätter von einer bestimmten Länge, läßt sich nur durchführen für die Länge 9—10 und 11—12 cm/₂, weil nur in diesen zwei Reihen alle Sträucher vertreten sind. Stellen wir die Reihenfolge für diese zwei Gruppen auf und vergleichen wir sie mit der aus dem Mittelwert sich ergebenden, so erhalten wir:

Mittelwert:	No.	1	18	3	14	7	17	10	8	2	4	6	13	16	9	5	11	15	19	12
L. = 9—10	„	1	3	$\overline{7}$	$\overline{18}$	17	6	$\overline{14}$	$\overline{2}$	$\overline{\overline{10}}$	$\overline{\overline{4}}$	5	8	16	9	15	13	19	11	12
L. = 11—12	„	3	1	$\overline{7}$	$\overline{6}$	17	$\overline{18}$	$\overline{10}$	2	$\overline{8}$	$\overline{4}$	5	13	14	19	9	16	12	11	15

(Zwei — oder = bezeichnete aufeinanderfolgende Stöcke stehen in gleichem Rang.)

Im großen und ganzen bleibt somit die Reihenfolge erhalten. Wenn wir nämlich die Stellung in der Reihe 9—10 bezw. 11—12 mit der vom Mittelwert vergleichen, so finden wir nur folgende Abweichungen:

Reihe 9—10: Gar nicht verschoben 5, um 1 Einheit versch. 7, um 2 E. versch. 2.
„ 11—12: „ „ „ 3, „ „ „ 6, „ „ „ 4.

Nur 5 im ersten und 6 im zweiten Fall haben ihren Platz wesentlich gewechselt.

Wir kommen also auch bei dieser exakteren Bestimmung der relativen Breite der Blätter der einzelnen Stöcke nicht zu einem Resultat, das uns erlauben würde, die Abhängigkeit derselben von einem bestimmten Faktor des Standorts nachzuweisen.

Wenn wir endlich das Ergebnis dieses 3. Kapitels mit denen der ersten zwei vergleichen, so finden wir eine wesentliche Unterstützung der dort gezogenen Schlüsse. Vor allem sei nochmals darauf hingewiesen, daß diese Untersuchung einer größeren Anzahl von Stöcken auch keine Anhaltspunkte gegeben hat zur Unterscheidung mehrerer Genotypen.

IV. Die Variation der Blattspreite von Cytisus laburnum und die Ritter-Ludwigsche Hypothese.

Zum Schlusse kommen wir endlich noch zu der Frage, ob das vorliegende Material als Beweismittel pro oder kontra die von Ritter im Anschluß an Ludwig aufgestellte und in mehreren Arbeiten verfochtene Hypothese von der „rhythmischen Teilung der kleinsten lebenden Zellindividualitäten“ [1]) verwerten lasse, und damit kehren wir zurück zum eigentlichen Ausgangspunkt unserer Untersuchungen.

Ich beschränke mich, wie mein Material verlangt, an dieser Stelle auf „Organe mit zweidimensionalem Wachstum“ („die diskontinuierl. meristische Variationen“ habe ich an anderer Stelle kritisch in ihren Beziehungen zur Ritter-Ludwigschen Hypothese behandelt [2]). Ritter kommt zum Schluß: „die Gipfelklassen für Länge und Breite der Blattspreite fallen angenähert auf das 10fache der Quadratwurzeln der Haupt- und Nebenzahlen der Fibonacci- und Trientalisreihe.“ Und die Erklärung dafür findet er in der Voraussetzung einer Anlageneinheit für die Flächeneinheit, die sich nach dem Schema des Fibonacci vermehre; dann müssen die Gipfelzahlen für die Fläche sich verhalten wie die Fibonaccizahlen. Da wir aber die Flächen nicht genau messen können, messen wir die linearen Dimensionen der Blätter, deren Variationskurven sich dann entwickeln müssen nach den Quadratwurzeln derselben Zahlen.

Die Möglichkeit, daß diese Hypothese richtig sein kann, wollen wir ohne weiteres zugeben. Doch müssen wir zunächst untersuchen, ob das von Ritter beigebrachte Material genüge, um sie wahrscheinlich zu machen. Und da kommen wir dann allerdings zum Schluß, daß das in keiner Weise der Fall ist.

Dieser Nachweis ist leicht zu führen. Wir sehen uns zunächst die Tabelle Ritters „Gegenüberstellung der empirischen und theoretischen Gipfel“ (p. 17) an, und ordnen uns die „theoretischen Gipfel“ (10 mal Quadratwurzel aus Fibonaccizahl) ihrem Zahlenwert nach; dann erhalten wir folgende Reihe: 10; 14,1; 17,3; 20; 22,4; 24,5; 26,5; 28,3; 30; 31,6: 33,2; 36,1; 38,7; 40; 42,4; 45,8; 48,9; 50,9. Wenn wir dann weiterhin berücksichtigen, „daß der Millimeter auch für makroskopische Untersuchungen schon ein recht kleines Maß ist, so daß Beobachtungsfehler durchaus nicht vermieden werden können, und besonders dann sich einstellen werden, wenn die Größe eines geprüften Organs zwischen zwei um einem Millimeter differierenden Größen steht oder wo irgendwelche morphologische Eigentümlichkeiten, als feine Zähnchen oder Wellungen etc. am Blattrande, ein allmähliches, nicht scharf abgesetztes Übergehen der Spreite in den Stiel etc.“ sich finden, so erhalten wir als Resultat, daß für die Werte von 20—50 mm, innerhalb welcher Grenzen die

---

[1]) Ritter, Über diskont. Variation (Beitr. z. bot. Centralbl. XXV. Abt. I. 1909).

[2]) Vogler, Probleme u. Result. etc. St. Galler Jahrbuch 1910.

Ritterschen Messungen sich in ihrer großen Mehrzahl bewegen, jede beliebige Zahl Gipfelzahl sein darf, ohne in Widerspruch zu geraten mit der Hypothese. Damit fällt aber natürlich die Beweiskraft der Ritterschen Zahlen.

Dazu kommen aber noch zwei weitere Punkte in der Arbeit Ritters, die einer Kritik nicht standhalten können. Ritter stellt den Satz auf, daß die Gipfelzahlen für die Länge und die Breite auf den 10fachen Werten der Quadratwurzeln aus den Fibonaccizahlen liegen. Und in der für unsere Frage wichtigsten Arbeit bringt er als Belegmaterial Messungen der Spreitenbreite von: *Stellaria media, Oxalis acetosella, Lysimachia nummularia* etc. etc. und der Spreitenlänge von *Lysimachia nummularia, Hypericum perforatum, Fragaria vesca* etc. etc.

Wenn aber die Hypothese für die Entwicklung der Fläche nach Fibonacci richtig ist, so können bei nicht isodiametralen Blättern die Gipfelwerte der Breite nicht auf das 10fache der Quadratwurzeln aus den Fibonaccizahlen fallen, wenn das für die Werte der Länge gilt, wie folgende Überlegung zeigt. Wir setzen eine elliptische Blattform voraus: Die Fläche $\frac{\pi}{4}$ (L. Br.) sei = I. $I_1 : I_2 : I_3 : I_4$ etc., die Gipfelwerte für eine Kurve der Flächenvariation, würden sich nach der Ritterschen Hypothese verhalten wie die Fibonaccizahlen. I_1 also x Fi_1; I_2 = x Fi_2 etc. Da $\frac{\pi}{4}$ eine Konstante ist, so erhalten wir also auch $L_1\ Br_1 = y\ Fi_1$; $L_2\ Br_2 = y\ Fi_2$ etc.

$L_1 : L_2 : L_3$ muß also gleich sein $\alpha\sqrt{Fi_1} : \alpha\sqrt{Fi_2} : \alpha\sqrt{Fi_3}$

und $Br_1 : Br_2 : Br_3$ „ „ „ „ $\beta\sqrt{Fi_1} : \beta\sqrt{Fi_2} : \beta\sqrt{Fi_3}$.

$\alpha\ \beta = y$. Aber α ist nicht gleich β, sondern α muß sich verhalten zu β, wie L. : Br.

Liegen somit die Gipfelwerte für L. auf dem 10fachen der Quadratwurzeln aus den Fibonaccizahlen, so müssen die für Br. auf anderen Multipla derselben liegen. Da Ritter diesen Punkt nicht berücksichtigt hat, aber trotzdem bald die Kurven für die Breite, bald für die Länge gibt, so fällt auch aus diesem Grunde die Beweiskraft seiner Zahlen dahin.

Der dritte Einwand ist endlich folgender: Ritter beachtet nicht, daß die linearen Dimensionen der Spreiten überhaupt nur vergleichbar sind, wenn die Grundform der Blattspreite sich nicht ändert, d. h. bei einfachen Blattformen, wenn das Verhältnis von L. : Br. konstant bleibt, wie ich schon 1908 ausgeführt habe. Er macht sich z. B. gar nichts daraus „Messungen aller drei Foliola eines Blattes von *Cytisus laburnum* durcheinander" anzuführen, trotz der großen Differenzen in der relativen Breite der End- und Seitenblättchen.

Es tut mir selbst leid, daß ich die Arbeiten Ritters so ablehnend kritisieren muß, umsomehr, als mir seine Hypothese an und für sich möglich und auch wahrscheinlich zu sein schien; habe ich ja doch selbst 1908 in meinen „Untersuchungen an den Blättern von *Vinca minor*" unter Vermeidung der Fehler Ritters geglaubt, Beweismaterial für die Richtigkeit der Annahme der Entwicklung

der Blattflächenkurve nach den Zahlen des Fibonacci beigebracht zu haben.

Nun erhebt sich die Frage: was läßt sich aus dem vorliegenden sehr reichen Material von Messungen bei *Cytisus laburnum* erschließen? Die Antwort ist absolut negativ. Wohl finden wir überall mehrgipflige Kurven; aber wir können sie untersuchen und stellen, wie wir wollen, ins Fibonaccischema hinein gehen sie einfach nicht.

Das mag in aller Kürze noch gezeigt werden: Wir setzen also voraus: Einer bestimmten Flächeneinheit entspricht eine Anlage; diese Anlagen vermehren sich nach dem Schema des Fibonacci. Die Flächenvariationskurve soll somit eine Fibonaccikurve ergeben. Da wir aber die Fläche nicht direkt messen können, und eine exakte Berechnung auch nicht möglich ist, so müssen wir die Kurven der linearen Dimensionen allein berücksichtigen.

$$I_1 : I_2 : I_3 \text{ etc.} = Fi_1 : Fi_2 : Fi_3 \text{ etc.}$$

ist also unsere Voraussetzung, wenn I_1 etc. die Gipfelklassen der Flächenkurve, Fi_1 etc. die Fibonaccizahlen bedeuten.

$$L_1 B_1 : L_2 B_2 : L_3 B_3 = I_1 : I_2 : I_3 = Fi_1 : Fi_2 : Fi_3.$$

Berücksichtigen wir nur Blättchen einer bestimmten Breite, so erhalten wir somit:

$$L_1 : L_2 : L_3 \text{ etc} = Fi_1 : Fi_2 : Fi_3 \text{ etc.}$$

In Worten: Die Gipfelzahlen der L.-Kurve der Blättchen einer bestimmten Breite verhalten sich wie die Fibonaccizahlen.

Um eine große Zahl von Varianten zu bekommen, nehme ich die Blättchen der Breite 20 mm, weil diese die häufigsten sind, vermehrt um die von 19 und 21 mm, und erhalte dann folgende Kurve für die Länge:

L. mm	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Frequenz:	3	4	8	3	16	15	16	22	31	50	48	42	70	59	117	67	71	65

L. mm	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	
Frequenz:	55	62	45	41	53	50	57	25	39	31	27	11	5	6	2	3	= 1200

Die Kurve ist mehrgipflig; aber ich kann die Gipfel nicht als Multipla von Fibonaccizahlen erkennen.

Bei *Vinca minor* ging ich seinerzeit aus von der Kurve für $L. \times Br.$ und glaubte dort die Gipfel gefunden zu haben auf dem 10fachen der Fibonaccizahlen. Wenn wir hier die gleiche Fläche als Einheit zugrunde legen würden — Ritter nimmt ja das auch für die Blätter verschiedenster Pflanzen an —, so kommen wir zu folgender Rechnung:

$$L.\ Br. = 10\ Fi.$$
$$Br. = 20$$
$$L. = \frac{Fi}{2}.$$

Die Gipfel der L.-Kurve müßten also angenähert auf $\frac{Fi}{2}$ fallen: also auf $55 : 2 = 27{,}5$; $89 : 2 = 44{,}5$ für die Hauptzahlen; $68 : 2 = 34$; $110 : 2 = 55$ für die Dupla, und $63 : 2 = 31{,}5$; $102 : 2 = 51$ für die Tripla derselben.

Nun finden wir in der Tat Gipfel auf 28, 45, (35), (54) und (50); aber gerade der Hauptgipfel auf 40 paßt nicht hinein.

Gehen wir trotzdem mit diesen Zahlen noch an die Kontrolle der Kurven für die Breite und Länge bei konstantem 10 L. : Br., so erhalten wir folgendes:

$$\text{L. Br.} = 10\,\text{Fi.} \quad \alpha\beta = 10. \quad \frac{\alpha}{\beta} = 2. \quad \alpha = \sqrt{20}.\ \beta = \sqrt{5}.$$

$$\text{L.} = 4{,}47\sqrt{\text{Fi.}} \quad \text{Br.} = 2{,}24\sqrt{\text{Fi.}}$$

Fi.	$\sqrt{\text{Fi.}}$	$\alpha\sqrt{\text{Fi.}}$	$\beta\sqrt{\text{Fi.}}$
734	5,83	26	13
42	6,48	29	14,5
55	7,42	33	16,5
63	7,94	35,5	18
68	8,25	37	18,5
89	9,43	42	21
102	10,10	45	22,5
110	10,49	47	23,5
144	12,00	53,5	27
165	12,85	57,5	29
178	13,34	59,5	30
233	15,26	68	34
267	16,34	73	36,5
288	16,97	76	38
377	19,42	87	43,5.

(Unterstrichen die Hauptzahlen der Fibonaccireihe.)

Für die Blätter mit einem 10 L. : Br. von 19—21, also im Mittel 20 erhalten wir folgende Variationskurven von L. und Br.

L.

mm	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Frequenz	1	—	—	2	3	8	2	11	—	12	11	11	15	24	12	36	34	32

mm	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Frequ.	31	31	51	39	65	43	77	67	72	62	93	63	119	50	80	64	60	106	65

mm	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
Frequ.	109	93	57	102	60	63	69	65	86	59	67	80	53	88	37	49	51	48	56

mm	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84
Frequ.	54	46	41	37	74	49	44	51	41	55	40	38	47	46	50	20	25	21	18

mm	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
Frequ.	22	23	12	10	15	15	2	7	1	1	6	3	1	2	—	1

Br.

mm	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Frequ.	1	—	9	8	17	21	27	42	58	83	87	102	138	127	151	131	159	171	162	145

mm	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Frequ.	161	141	139	141	121	135	99	84	110	102	96	110	106	108	73	58	64	50	32

mm	44	45	46	47	48	49	50	51	52
Frequ.	17	10	11	9	6	1	2	1	2

Die Gesamtzahl der Varianten beträgt also rund 3600; die Kurven sind trotz dieser großen Zahl mehrgipflig; aber eine Vergleichung der Lage der Gipfelklassen mit den oben berechneten Werten ($\alpha \sqrt{\text{Fi.}}$ für L. und $\beta \sqrt{\text{Fi.}}$ für Br.) zeigt, daß hier absolut keine Übereinstimmung besteht.

Zum gleichen Resultat gelangt man, wenn man mit anderen Werten von y rechnet. Das ganze große Material von *Cytisus laburnum* stützt also in keiner Weise die Rittersche Hypothese von der diskontinuierlichen Variation der Blattflächen. Ich bin heute auch überzeugt, daß auch bei *Vinca minor* das Resultat nur zufällig mit den Anforderungen dieser Hypothese mehr oder weniger übereinstimmt.

Nachdem ich ferner vor kurzem nachgewiesen habe, daß auch für die Anzahl der Blüten in Blütenständen und ähnliche Erscheinungen eine Erklärung der Lage der Gipfel mit Hilfe der Annahme einer Anlagenvermehrung nach Fibonacci unhaltbar sei, glaube ich, daß überhaupt die Ritter-Ludwigsche Hypothese definitiv erledigt ist.

V. Zusammenstellung der Ergebnisse.

1. Es besteht bei *Cytisus laburnum* Heterophyllie; über die Verteilung der langen und kurzen Blätter am Stock werden weitere Untersuchungen Aufschluß geben.
2. Zwischen Länge und Breite der Foliola eines Stockes besteht weitgehende positive Korrelation.
3. Der Längenbreitenindex wächst mit wachsender Länge, so daß also die längeren Foliola relativ schmäler sind als die kürzeren.
4. Die Endfoliola sind länger als die seitlichen, aber relativ bedeutend schmäler.
5. Je länger die Endfoliola, umso kürzer die seitlichen, d. h. die Längendifferenz zwischen End- und Seitenfoliola ist relativ größer bei den Blättern mit langen Endfoliola.
6. Je schmäler die Endfoliola, umso breiter die seitlichen.
7. Länge, Breite und Längenbreitenindex bleiben am selben Stock in aufeinanderfolgenden Jahren nicht gleich.
8. Die Differenzen zwischen zwei Stöcken in Bezug auf die Werte der Länge und des Längenbreitenindexes können zwar sehr groß sein, brauchen aber nicht genotypische Verschiedenheit zum Ausdruck zu bringen, weil sie nicht wesentlich hinausgehen über die Differenzen an ein und demselben Stock in aufeinanderfolgenden Jahren.
9. Sobald eine größere Anzahl von Stöcken berücksichtigt wird, erhalten wir für die Änderung der Werte

der Länge und des Längenbreitenindexes eine gleitende Reihe ohne große Sprünge, so daß also eine Unterscheidung von Varietäten auf Grund der Größe und relativen Breite der Foliola nicht möglich ist.

10. Die Länge der End-Foliola ist eine Funktion der Standortsbedingungen; günstige (besonders sonnige) Standorte ergeben längere Foliola.

11. Für die Änderung des Längenbreitenindexes läßt sich eine Beziehung zu den Standortsbedingungen nicht nachweisen.

12. Das vorliegende reichliche Material spricht in keiner Weise für die Ritter-Ludwigsche Hypothese von der Vermehrung der Anlagen für die Blattflächeneinheit nach dem Schema des Fibonacci.

St. Gallen, Februar 1911.

Legende zu den Figuren:

Fig. 1. Variationskurven für die Länge der Endfoliola in cm/$_2$-Maßstab.
Strauch 1 = —; 2 = . . .; 3 = — . — . —

Fig. 2. Variationskurven für den Längenbreitenindex der Endfoliola.
Strauch 1 = —; 2 = . . .; 3 = — . — . —

Fig. 3. Die Änderung des Längenbreitenindexes der Endfoliola mit wachsender Länge.
Strauch 1 = —; 2 = . . .; 3 = — . — . —

Fig. 4. Variationskurven für die Länge der Endfoliola des Strauches 1 in drei aufeinanderfolgenden Jahren.
— 1908; . . . 1909; — . — . — 1910.

Fig. 5. Variationskurven für den Längenbreitenindex der Endfoliola des Strauches 1 in drei aufeinanderfolgenden Jahren.
— 1908; . . . 1909; — . — . — 1910.

Fig. 6. Die Änderung des Längenbreitenindexes der Endfoliola des Strauches 1 in drei aufeinanderfolgenden Jahren.
— 1908; . . . 1909; — . — . — 1910.

Fig. 7. Variationskurven für die Länge der Endfoliola des Strauches 2 in drei aufeinanderfolgenden Jahren.
— 1908; . . . 1909; — . — . — 1910.

Fig. 8. Variationskurven für den Längenbreitenindex der Endfoliola des Strauches 2 in drei aufeinanderfolgenden Jahren.
— 1908; . . . 1909; — . — . — 1910.

Fig. 9. Die Änderung des Längenbreitenindexes der Endfoliola des Strauches 2 in drei aufeinanderfolgenden Jahren.
— 1908; . . . 1909; — . — . — 1910.

Fig. 10. Variationskurven für die Länge der Endfoliola des Strauches 3 in den Jahren 1909 . . . und 1910 — . — . —.

Fig. 11. Variationskurven für den Längenbreitenindex der Endfoliola des Strauches 3 in den Jahren 1909 — und 1910 — . — . —.

Fig. 12. Die Änderung des Längenbreitenindexes der Endfoliola des Strauches 3 in den Jahren 1909 . . . und 1910 — . — . —.

Sollen die Luftbläschen der sogenannten Jaminschen Kette in den Leitungsbahnen der Pflanzen für immobil gehalten werden?

Von

Wlad. Schaposchnikoff, Moskau.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Die Frage von der Aufeinanderfolge von Wassersäulchen und Luftbläschen in den Leitungsbahnen (die sog. Jaminsche oder Luftwasserkette) war und ist noch bis heute von großer Bedeutung bei der Behandlung des aufsteigenden Wasserstromes in der Pflanze (Die kritische Behandlung der verschiedenen Auffassungen dieser Frage; cf. Wottchal, Die Saftbewegung in den Pflanz. 1897. [Russisch.]) Die Luftwasserkette bildet gewöhnlich den Ausgangspunkt bei Besprechung der Bedeutung des Wasserkonsumes der Blätter für das Aufsteigen des Saftes in die mehr oder weniger entfernten Teile der Leitungsbahnen (Schwendener, Dixon). Ein gleiches Interesse erweckt auch die Rolle der einzelnen Elemente in Hinsicht auf den Widerstand, den die Luftwasserkette der Zirkulation der „Luft" an den Verengungen und bei anderen Hindernissen entgegensetzt (Janse, 1908). Trotzdem ist unsere Kenntnis der Frage noch eine äußerst dürftige, was wohl in der Unzugänglichkeit der Kette und in der Schwierigkeit, das Verhalten derselben am lebenden Objekt unter natürlichen Bedingungen sorgfältig zu studieren seine Ursache hat.

Die erste Frage, die uns entgegentritt, wenn wir unsere Aufmerksamkeit auf die Luftwasserkette lenken, ist die, was denn eigentlich diese Luft, die einen Bestandteil derselben bildet, vorstellt und woher dieselbe stammt. Schon Böhm (1879) gibt der Ansicht Ausdruck, daß „in den Tracheen . . . nur bei gehemmter Wasserzufuhr Luft eingesaugt wird."[1]) Diese Anschauung wird auch von anderen Autoren geteilt. In neuester Zeit meint Janse (1908), „die äußerst dünne Membran ist nämlich bei genügendem

[1]) Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße. (Bot. Ztg. 1879.)

Überdruck für Luft permeabel".[1]) Doch ist eine solche Infiltration atmosphärischer Luft wohl zum mindesten unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, daß die Gefäßwandungen von Wasser durchtränkt sind und das ganze Gefäßsystem unter natürlichen Bedingungen nie in offener Verbindung mit der Atmosphäre steht, sondern von derselben durch die Masse der eng aneinanderschließenden Parenchymzellen getrennt wird. Außerdem erscheint es gänzlich rätselhaft, weshalb die Gefäße, gesetzt den Fall, eine solche Infiltration wäre denkbar, nicht früher oder später sich mit Luft ausfüllen.

Was nun die Fortbewegung der Luftwasserkette anbetrifft, so neigen wohl die meisten Forscher in neuester Zeit der Ansicht zu, die „Luftbläschen" müssen unbeweglich an ihren Platz gebunden sein, entweder durch die auf Schritt und Tritt vorhandenen Verengungen des Gefäßlumens in Form von Resten der Zwischenwandungen oder von Verdickungen der Gefäßwandung (Janse), oder aber durch die Zwischenwandungen selbst, da die Länge eines ununterbrochenen Gefäßkanales nach Strasburger nicht mehr als im Mittel etwa einen Meter beträgt. Würden die Bläschen an der Bewegung des Wassers Anteil nehmen, so müßten sie sich im oberen Teil der Leitungsbahnen anhäufen (Janse[2], Dixon[3]) und die weitere Wasserzufuhr hemmen. In der Regel lassen sich jedoch in den Blättern keine bedeutenderen Ansammlungen von „Luft" beobachten und häufig fehlt dieselbe sogar ganz.

Im folgenden will ich nun den Versuch machen, die Frage zu lösen, ob die physikalischen Bedingungen der Luftwasserkette in den Leitungsbahnen der Pflanze wirklich derart sind, daß sie eine Fortbewegung derselben als Ganzes unmöglich machen.

Schon auf Grund der Entwicklungsgeschichte der Gefäße aus den Zellen kann man schließen, daß deren ursprünglicher Inhalt nicht aus der Luftwasserkette besteht, sondern dieselben ganz von Flüssigkeit ausgefüllt werden und jene nur unter gewissen Bedingungen auftritt. Dies ist umso notwendiger, als schon Volkens auf die Abhängigkeit des Gasgehaltes in den Leitungsbahnen von den Transpirationsbedingungen hinwies und Böhm direkt angibt, daß „nach Sistierung der Transpiration die Gefäße vieler Pflanzen mit Saft erfüllt sind". Schon diese Befunde weisen darauf hin, daß die Gase nicht infolge einer Infiltration der atmosphärischen Luft unter einem gewissen Druck, sondern hauptsächlich in im Bodenwasser gelösten Zustande in die Gefäße gelangen (doch nicht ausschließlich aus letzterer Quelle, denn bei Vorhandensein gewisser Bedingungen steht zu erwarten, daß die als Atmungsprodukt der Wurzel- oder Stengelzellen entstehende Kohlensäure in das Lumen der Leitungsbahnen zu diffundieren imstande ist). Ziehen wir den relativen Kohlensäurereichtum des Bodenwassers in Betracht, ebenso

---

[1]) Der aufsteigende Strom. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLV. 1908. p. 314.)
[2]) Jahrb. f. wiss. Bot. 1908.
[3]) Transpiration and the ascend of sap. (Progress. rei bot. Vol. III. 1909. H. 1.)

wie den Umstand, daß der Sauerstoff auf seinem Wege zu den Gefäßen durch eine Schicht lebender Zellen von bedeutender Mächtigkeit durch Kohlensäure ersetzt wird, so scheint wenigstens die Hauptbedeutung bei der Bildung der Luftwasserkette eben der Kohlensäure zuzukommen. Wenigstens enthält der bei dem Bluten ausgeschiedene Saft eine bedeutende Menge Kohlensäure.[1])

So erscheint denn die Voraussetzung am meisten wahrscheinlich, daß die Luftwasserkette durch Ausscheidung des im Wasser gelösten Gases im Inneren der Gefäße bei herabgesetztem Drucke entsteht, oder was dasselbe ist, wenn der Wasserkonsum der Pflanze ein größerer ist als die Zufuhr. Bei erhöhter Zufuhr können sich die Gefäße natürlich von neuem anfüllen, wobei die Gase nach außen in die benachbarten lebenden Elemente oder in das äußere Medium diffundieren können.

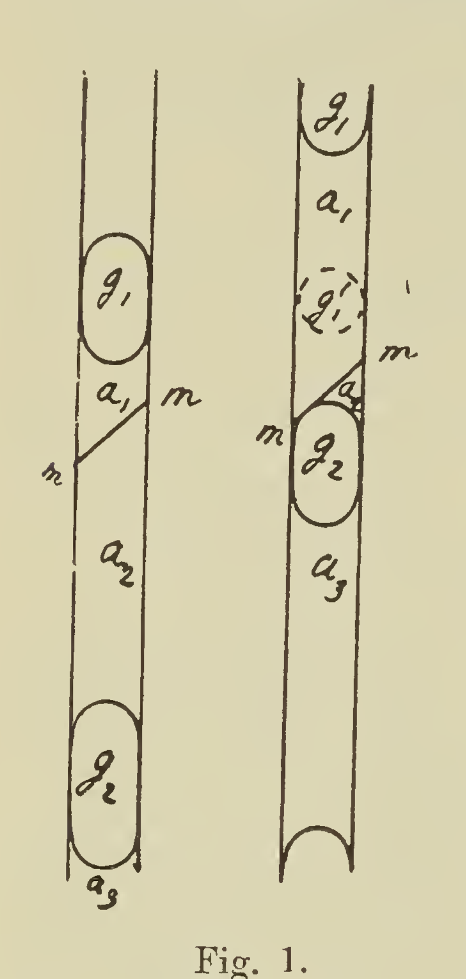


Fig. 1.

Setzen wir nun voraus, der Inhalt der Leitungsbahnen nimmt als Ganzes an der Bewegung Anteil, so muß infolge der Einteilung des Lumens derselben in einzelne Kammern durch die Querwandungen ein jedes Gasbläschen früher oder später sich einer solchen Querwandung nähern. Erweist sich dasselbe nun an seinen Platz gebunden, während das Wasser ihn auf die eine oder andere Weise umgeht, so wird in kurzer Zeit ein zweites und drittes Bläschen sich dem ersten zugesellen und das ganze Gefäß endlich mit Luft angefüllt sein. Die Möglichkeit, daß das Wasser in der stets das Bläschen von der Zellwand trennenden feinen Membran zirkuliert, ist eine bei weitem noch nicht entschiedene Frage. Wenn die Filtrierung von Wasser durch ein Aststück nicht immer von einem Austritt von Gasbläschen aus den durchschnittenen Gefäßen begleitet wird, so kann dies noch nicht als befriedigende Lösung betrachtet werden, wie auch Janse meint, denn in jedem einzelnen Falle müßte man sich vorher von dem wirklichen Vorhandensein von Gasbläschen in den betreffenden Gefäßen, die der Wasserstrom passiert, überzeugen.

Stellen wir uns einen Gefäßabschnitt mit einer sein Lumen der Quere nach teilenden Querwandung vor. Im Gefäß wird ein gleichmäßiger Strom aufrecht erhalten (Fig. 1). Befindet sich in der Lage I das Gas in g_1 und g_2 (der Einfachheit halber) unter ein und demselben Druck (p), so wird letzterer bei II, wenn g_2 dank der Strömung (die Wandungen der Gefäße sind als glatt und das Lumen als völlig zylindrisch angenommen) an die Zwischenwandung mm herangetreten ist, augenscheinlich gleich $p - \alpha$ für g_1 und $p + \beta$ für g_2 sein (α und β sind vom Moment an, wo sich

[1]) Wagner, M., Pflanzenphysiologische Studien im Walde. Berlin 1907.

die Gasbläschen der Zwischenwandung nähern, konstant zunehmende positive Werte, die in Abhängigkeit stehen: α von der Verdünnung in den oberen Teilen des betr. Gefäßes und von der fortgesetzten Wasserentziehung seitens der transpirierenden Zellen, β von der weiteren Wasserzufuhr von unten). Augenscheinlich ist stets $p + \beta > p - \alpha$ und ihre Differenz $(\alpha + \beta)$ stets im Anwachsen begriffen.

Infolge des herabgesetzten Druckes $(p - \alpha)$ im Glied A muß das in a_1 unter dem Druck p gelöste Gas nun zum Teil ausgeschieden werden, wobei entweder g_1 vergrößert wird oder aber sich ein neues Bläschen g', bildet. Im Glied B findet gerade das Gegenteil statt. Infolge der hier eintretenden Erhöhung des Druckes $(p + \beta)$ muß das Gas g_2 zum Teil sowohl von a_3 als von der stets zwischen dem Bläschen und der Membran $m\,m$ zurückbleibenden Schicht a_2 absorbiert werden.

Nun erhalten wir folgendes System: auf der einen Seite der Membran $(m\,m)$ befindet sich das Wasser a_1 mit einem dem Druck $p - \alpha$ entsprechenden Gasgehalt, auf der anderen a_2 mit dem dem Druck $p + \beta$ entsprechenden Gasgehalt. Zweifellos müssen die Gase nun aus a_2 nach a_1 diffundieren und dort ausgeschieden werden.

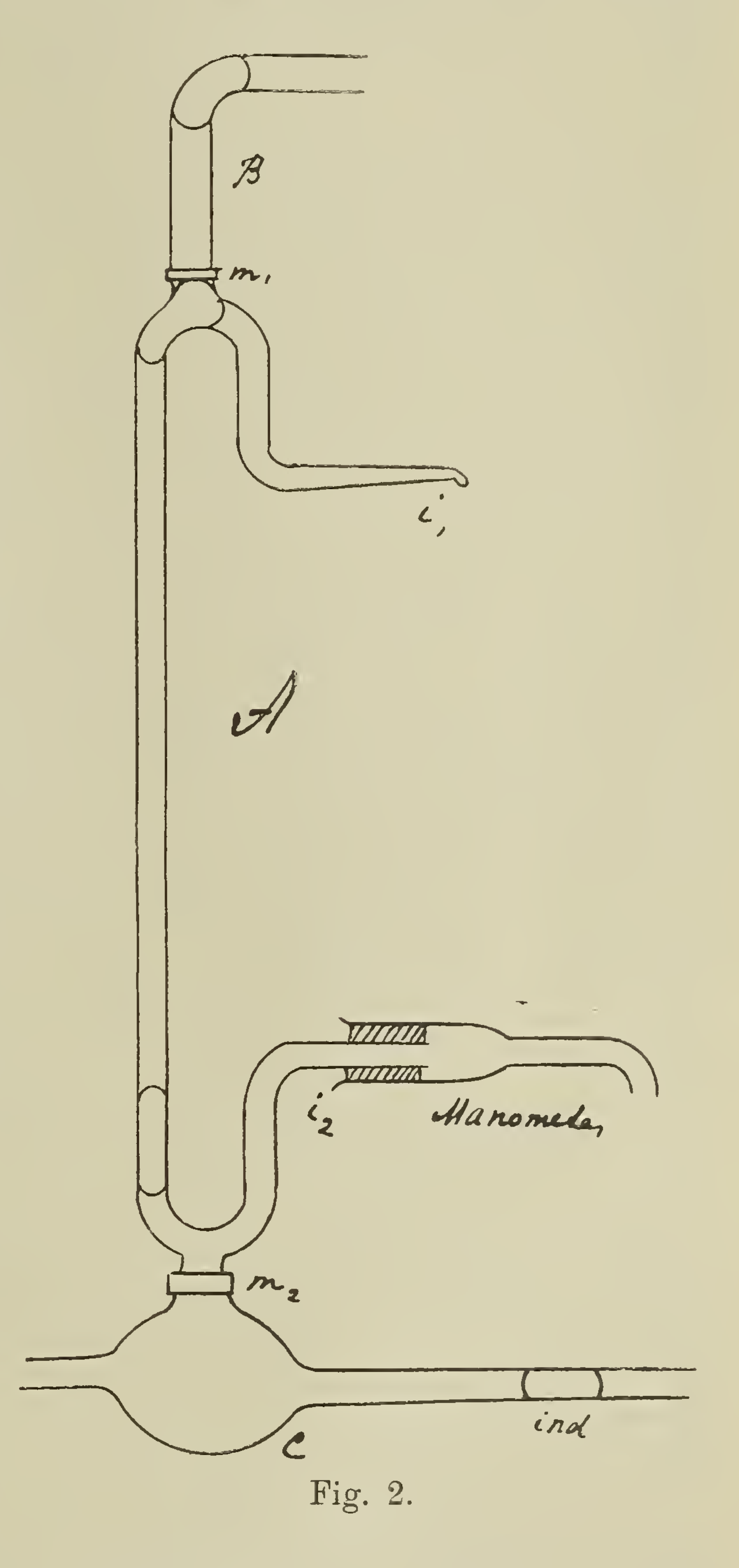


Fig. 2.

Auf diese Weise wird das Gas g_2 in a_2 in Lösung übergehen (unter dem Druck β), nach a_1 diffundieren und hier ausgeschieden werden (Druck — $[\beta + \alpha]$). Dieser Prozeß wird so lange seinen Fortgang nehmen, bis das ganze Gas g_2 absorbiert ist und sich im oberen Glied A ausgeschieden hat.

Um diese theoretischen Erwägungen auch in der Praxis kontrollieren zu können, konstruierte ich folgenden einfachen Apparat (Fig. 2). Seinen Hauptbestandteil bildet ein dickwandiges Kapillarrohr (innerer Durchmesser ca. 0,1 cm) mit weggebogenen Enden, von denen das eine späterhin, wenn der Apparat mit Wasser angefüllt ist, verlötet wird (i_1), während das andere (i_2) mit einem

geschlossenen Quecksilbermanometer in Verbindung steht. An den Biegungsstellen (m_1 und m_2) sind Öffnungen angebracht, die von Plättchen feinporigen, schwach gebranntem Ton verschlossen sind (häufig läßt der Ton bei größeren Druckdifferenzen atmosphärische Luft durch; die Platten müssen deshalb erst jedesmal ausprobiert werden. Am besten ist es, sie aus einem Chamberlainschen Filter auszuschneiden oder sie selbst aus Skulpturton anzufertigen und zu brennen). Diese Platten werden mit Hilfe des Mendelejeffschen Kittes aufgekittet. Der untere Teil des Rohres A wird in die Öffnung der Röhre C eingekittet, die von mit Kohlensäure gesättigtem Wasser angefüllt ist und mit einem Luftbläschen *(ind.)* versehen ist, welches dazu dient, die Bewegung des Wassers zu kontrollieren. Der obere Teil der Röhre A wird in die Röhre B eingekittet, die mit einer Saugpumpe in Verbindung steht. Die Röhren A und B werden gleichfalls mit gekochtem Wasser gefüllt. Nach Füllung derselben wird das eine Seitenrohr geschlossen, während das andere mit einer Wassersaugpumpe in Verbindung gebracht wird, um alle bisweilen in den Membranen zurückbleibende Luft wegzuschaffen, da dieselbe sonst bei Herabsetzung des Druckes während des Experimentes in das Rohr austreten könnte, was eine Verdunkelung des ganzen Versuches verursachen könnte. Nach abermaliger Füllung mit ungekochtem, ebenso wie in C mit Kohlensäure gesättigtem Wasser wird das eine Seitenrohr i_1 verlötet, während das andere (i_2) mittels eines Gummiringes mit einem geschlossenen Manometer in Verbindung gesetzt wird. Bei Verbindung des Rohres B mit der Pumpenvorrichtung (welche die ganze Dauer des Experimentes über funktioniert) beginnt sogleich die Filtrierung des Wassers und eine Herabsetzung des Druckes in A, die durch das Manometer angegeben wird. Sinkt dieselbe bis zu einer gewissen Grenze ($^1/_2$—$^1/_3$ Atmosphäre), so beginnt in A die Ausscheidung von Gasbläschen, welche nach und nach den Inhalt der Röhre zu einer Luftwasserkette gestaltet. Kaum hat eines der Bläschen die Membran m_1 erreicht, so hört die Filtration durch dieselbe auf und in B macht sich eine bedeutende Gasausscheidung bemerkbar. Die Filtration durch die Membran m_2 nimmt unterdessen ihren Fortgang und der vom Manometer angezeigte Druck steigt. Nach Verlauf einer gewissen Zeit[1]) sinkt der Druck von neuem in A, und die Filtration durch m_2 wird beschleunigt. Das Bläschen an der Membran m_1 hat sich aufgelöst.

Am besten eignet sich für das Experiment stark kohlensäurehaltiges Wasser. Wenn außerdem die untere Membran der Filtration einen etwas größeren Widerstand entgegensetzt als die obere, so beschleunigen diese beiden Bedingungen den Verlauf und erhöhen die Anschaulichkeit des Experiments.

Außerdem müssen noch folgende notwendige Bedingungen eingehalten werden: 1) die von Wasser durchtränkte Membran muß

---

[1]) Dieser Zeitraum kann in Abhängigkeit von der Wahl der Membranen ein außerordentlich wechselnder sein. Im besten Falle war derselbe gleich 10′, bei anderen Membranen bedeutend länger.

für Luft wirklich impermeabel sein, 2) der Gasgehalt des Wassers muß der Zimmertemperatur, in welcher das Experiment angestellt wird, entsprechen und 3) die Membran muß vor dem Experiment völlig von Wasser durchtränkt sein, d. h. keine freie Luft in den Poren enthalten, da dieselbe bei herabgesetztem Druck in *A* austreten kann und infolge ihrer schwachen Lösbarkeit das Bild verdunkelt oder selbst ganz verwischt.

Wenn wir uns also die inneren Wandungen der Gefäße als völlig zylindrisch und glatt vorstellen, so schließt das Vorhandensein von Quermembranen, die das Innere derselben in einzelne Kammern einteilen, bei völliger Isolation der Gefäße noch keineswegs die Möglichkeit einer Teilnahme des ganzen Inhaltes, sowohl des Wassers als auch der Gase, an der Bewegung aus. Ob diese Erwägungen auch inbezug auf die Strombedingungen im Holz zutreffen, diese Frage läßt sich nur durch entsprechende Versuche lösen. Es wäre nicht unmöglich, daß bei Anwendung des dargestellten Schemas zu den Leitungsbahnen der Pflanze mit ihren verschiedenartigen Kombinationen der die Gefäße begleitenden Elemente wir es nicht mit einer Auflösung der an die Quermembranen herangetretenen Gasbläschen, sondern mit einer Passierung derselben längs der Nachbarelemente, wie dies Janse gern zugibt, zu tun haben werden. In manchen Fällen jedoch, wie im Xylem von *Salix*, wo die Gefäße die einzigen Leitungsbahnen des Wassers darstellen und außerdem isoliert verlaufen, ebenso wie in nicht besonders alten Gefäßbündeln von Sonnenblumen, wo die Gefäße voneinander durch dünnwandiges Parenchym geschieden sind (auf diesen Umstand weisen die Vertreter der Lehre von der Anteilnahme der lebenden Elemente des Stammes an der Bewegung des Wassers als auf ein Beispiel einer zweckentsprechenden Anpassung hin, cf. Frank, Lehrbuch), ist die Passierung des Wassers durch die Nachbarelemente zum mindesten zweifelhaft.

Zum Schluß will ich hier noch etwas auf die Frage eingehen, auf welche Weise die Abweichungen des Gefäßlumens von der regelmäßigen Zylinderform hemmend auf die Fortbewegung des ganzen Inhaltes einwirken können. Es wird heutzutage angenommen, daß die Reste von Quermembranen an der Verschmelzungsstelle zweier Zellen, die Spiralwindungen der Spiralgefäße und andere Störungen der Zylinderform die Gasbläschen aufhalten, während das Wasser dieselben längs der randständigen Schicht oder längs der dreikantigen Kanälchen zwischen der Spiralwindung, der Membran und der Oberfläche des Bläschens umgeht. Im Zusammenhang damit wird auch der Luftgehalt der Gefäße verschieden gedeutet. Während die einen Autoren (Janse) in den Gasbläschen die Förderer der Wasserbewegung in dem Sinne erblicken wollen, daß dieselben die Ausdehnung der Wassersäule bei gleichbleibendem Druck vergrößern, nimmt Dixon an, daß bei Vorhandensein einer wandständigen Schicht der Druck von der allgemeinen Höhe, unabhängig vom Gasgehalt, bedingt wird. Doch verfügen wir augen-

scheinlich zur befriedigenden Lösung dieser Frage nicht über eine genügende Anzahl tatsächlicher Betrachtungen, umsomehr, als uns der Widerstand, den diese außerordentlich feinen flüssigen Membranen dem Wasserstrom entgegensetzen, völlig unbekannt sind. Wenigstens wird bei Verschließung der Gefäße durch Öl, trotzdem die Wandschicht zweifellos bestehen bleibt, der Strom bekanntlich auf ein Minimum herabgesetzt.

Stellen wir uns nun ein Gefäß mit irgend welchen Verdickungen vor. Uns sind Fälle bekannt, wo Gefäße, die normalerweise außer Wasser freie Gase führen, völlig von Wasser ausgefüllt werden. Nehmen wir eben diesen Moment und setzen wir voraus, daß eine bestimmte Strömung unser Gefäß entlanggeht und daß in einem gewissen Moment ein Gasbläschen ausgeschieden wird, das entweder von einer ringförmigen Erhebung der Innenwand oder zwischen zwei benachbarten Spiralwindungen (wie dies Janse annimmt) aufgehalten wird, während der Wasserstrom dieses Hindernis längs dem zwischen der Wand und der Oberfläche des Bläschens übrigbleibenden Raum zu umgehen sucht. Augenscheinlich wird, wie dies auch Janse zugibt, der Strom ein so geringer sein, daß die Bewegung de facto als aufgehalten zu betrachten ist, ebenso als wenn das Bläschen die Quermembran erreicht hätte. Rufen wir uns nun die oben angeführten Erwägungen ins Gedächtnis zurück, so gelangen wir notgedrungen zu dem Schluß, daß, ehe das Bläschen noch Zeit hat sich zu bilden, dasselbe schon beginnen wird sich aufzulösen, bis sein Volumen ihm erlauben wird, seinen Weg fortzusetzen, ohne die skulpturellen Erhebungen der Innenwand zu berühren.

Moskau, 20. Febr. 1911.
Pflanzenphysiol. Kabin. d. K. Universität.



